生物地理学

——生态和进化的途径

（第七版）

Biogeography

An Ecological and Evolutionary Approach

(Seventh Edition)

【英】C. Barry Cox & Peter D. Moore 著

赵铁桥 译

CHINA-PUB.COM

高等教育出版社

生物地理学

——生态和进化的途径

（第七版）

[英] C. Barry Cox & Peter D. Moore 著

（伦敦国王学院生命科学部 伦敦斯坦福大街富兰克林—威尔金斯大厦）

赵铁桥 译

（浙江师范大学生物科学系 浙江金华）

高等教育出版社

图字：01-2005-4472 号

译自

C. Barry Cox and Peter D. Moore
Biogeography: an ecological and evolutionary approach (Seventh edition)

© 1973, 1976, 1980, 1985, 1993, 2000, 2005 by Blackwell Publishing Ltd.
All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, except as permitted by the UK Copyright, Designs, and Patents Act 1988, without the prior permission of the publisher.
This edition is published by arrangement with **Blackwell Publishing Ltd**, Oxford. Translated by **Higher Education Press** from the original English language version. Responsibility of the accuracy of the translation rests solely with the **Higher Education Press** and is not the responsibility of **Blackwell Publishing Ltd.**

图书在版编目（CIP）数据

生物地理学：生态和进化的途径：第 7 版/（英）考克斯（Cox，C. B），（英）穆尔（Moore，P. D.）著；赵铁桥译 .—北京：高等教育出版社，2007.4
书名原文：Biogeography：An Ecological and Evolutionary Approach
ISBN 978-7-04-020432-2

Ⅰ. 生… Ⅱ. ①考…②穆…③赵… Ⅲ. 生物地理学
Ⅳ. Q15

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2007）第 013867 号

策划编辑 李冰祥　**责任编辑** 高新景　陈正雄　**封面设计** 王　晔　**责任绘图** 朱　静
版式设计 余　杨　**责任校对** 殷　然　**责任印制** 张泽业

出版发行	高等教育出版社	**购书热线**	010-58581118
社　　址	北京市西城区德外大街 4 号	**免费咨询**	800-810-0598
邮政编码	100011	**网　　址**	http://www.hep.edu.cn
总　　机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
		网上订购	http://www.landraco.com
经　　销	蓝色畅想图书发行有限公司		http://www.landraco.com.cn
印　　刷	中国农业出版社印刷厂	**畅想教育**	http://www.widedu.com
开　　本	787×1092　1/16		
印　　张	26.5	**版　　次**	2007 年 4 月 第 1 版
字　　数	640 000	**印　　次**	2007 年 4 月 第 1 次印刷
插　　页	4	**定　　价**	48.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有　侵权必究

物料号　20432-00

已审阅
子居 11-02-25, 17:23

内容简介

生物地理学是生命科学和地球科学的交叉学科，它研究生物在地球上的时、空分布现状及其历史、格局和机制。原著是享誉国际的大学教科书。本书讲述生物地理学的基本概念、原理和方法，该学科的现状、历史和展望，均衡地介绍了陆地、岛屿和海洋生物地理学的知识，突出了生态的和进化的研究途径和成果，涵盖了学科的新进展，广征博引，实例丰富，图文并茂，可作为我国生物学和地理学相关专业研究生和本科生的教材，也可供相关专业大学教师和科研人员及环境和自然保护工作者参考。

译　序

1985年高等教育出版社出版了我和杨正本先生翻译的《生物地理学——生态和进化的途径》，那是从原书第三版译出的。那个译本大概是我国第一本被叫做生物地理学的书，也是第一本生物地理学教科书，那时生物地理学作为学科名称在我国学术界还很新鲜。20年后原书出现了第七版，书名当然一样，两位作者如旧，内容却几乎全新了。现在，生物地理学的名称在我国已经熟知，也该有一本新的教科书了，我很高兴有幸接着把这个新版本译成中文，奉献给广大读者。

20年来，生物地理学这门学科在统合的进程中有了长足进步，这些进步在本书中得到了及时、全面和恰当的反映。正如原书封底所引的美国阿尔班尼纽约州立大学乔治·鲁宾逊(George Robinson)教授的话，它“全面涵盖新近的突破”，“带有新的参考文献”，“博大但是细节完满”，“是生物地理学这门科学的了不起的梗概”。

20年来，生物地理学适时地引入了生态系统和生物多样性的概念，对岛屿生物地理学理论进行了审查。海洋占了地球表面的70%，而20年前海洋生物地理学基本上是空白，本书第三版仅述及海洋生物群落，翻译成中文不足千字，那时生物地理学实际上只是陆地生物地理学。20年间海洋生物地理学大有长进，现在终于开始拉着陆地生物地理学和岛屿生物地理学的手一起前进了。换句话说，如今生物地理学不再残缺，业已完整，的确是生物在地球上分布的全面研究了。本书新版以篇幅较长的第12章讲述海洋生物地理学，令读者大开眼界。

20年来，历史生物地理学分替论（vicariance theory）在与散布论（dispersal theory）的激烈争论中复兴。分替论者又有种系发生生物地理学、种系地理学、分支生物地理学、泛生物地理学、特有性的俭约分析等不同的观点和（或）方法，其间不乏争论，有时同样激烈，乃至形成不同学派。历史生物地理学在争论中得到发展和繁荣，而争论往往与系统生物学的支序分析方法的发展有关。同时，分子生物学和同位素技术已经成为生物地理学研究的有力武器，种系地理学就是使用分子方法的种系发生生物地理学。在认识生物分布的机制上，分替论和散布论是对立的。前者主张一个祖先物种的统一分布区被新出现的阻限分隔，最终被子裔物种的分布区替代，这好比一位母亲的家现在分成了两个子女各自的家。后者主张祖先物种的部分成员穿越分布区原有的阻限，拓殖一个新区域形成一个新物种，那好比母亲有女儿出嫁成立新家庭，现在有母亲的老家和女儿的新家。然而在生物分布的历史阐释上，两者有时是可以相互补充的。大范围区域比如地球陆块的生物分布往往是一部分替的历史，小范围区域比如岛屿的生物分布却很可能是一部散布的历史，而且追溯一个区域生物分布的漫长历史，十分可能既有分替的结果，也有散布的作用，二者先后交替进行。本书第13和14章分别予以介绍评述，比较全面和中肯，但未必全部正确。

新版在简短的绪论中开宗明义，也谈到各章的内容范畴和先后次序安排。接着一章是生物地理学简史，讲了生物地理学学科的来龙去脉，是全新的一章。然后转入正题，先是生态生物地理学，后是历史生物地理学，到第11章讲述人类的分布及其对世界生物分布的影响，其中

关于人类寄生虫疾病的生物地理学那一大节是前所未有的。后继三章全新，有如前述。最后以第15章展望学科的未来告终。应该说这样的安排是比较合理的。

对比第三版，可以看到新版篇幅近乎翻番了，显然这是学科成果的需要。值得一提的是第三版的东西原封不动留下的不多了，这是好事，意味着新版内容翻新了。新版有黑白插图207幅，最少的一章3幅，最多的一章36幅，此外有6页彩色图版，更显得图文并茂。

新版各章正文结束都有一个本章摘要，第1章例外。有13章设了专栏，共25个，其中概念专栏20个，方法论专栏5个。每章都有扩充读物栏，提供了扩充读物共59部（篇）。各章章末按文中编号列出参考文献，全书共列639项，以20世纪80、90年代的居多，最新是2003年的文献。所有这些都方便了读者学习掌握学科知识和重点，跟踪学科进展动态。

原著也存在某些文字错误，翻译时作了纠正和译注。

生物地理学本身跨生命科学和地球科学两大科学领域，又与生物多样性和自然保护等人类生活和未来密切相关，当中涉及许多人文和历史。本书新版紧跟学科前进脚步，书中出现多学科的大量术语和新术语是必然的。许多英文术语往往在不同的学科里有不同的中文译法，有些英文术语在同一个分支学科也常有异译并存，有的术语似乎是生物地理学上新出现或从其他学科新引入的，还没有成熟译法，译者不得不按自己的认识选用其一，极少数甚或新拟。限于译者学识和水平，虽然勉力而为，但难免可能有不当之处，还望读者指正。

最后我要感谢3位女性。先有李冰祥博士的策划，后才有我翻译本书；在译稿的整理上，赵雯承担了打字和电子文档制备，陈金梅承担了文稿的校对和索引译编事务，这些工作烦琐枯燥。没有她们的任劳任怨，难以想象本书的顺利译成和出版。

赵铁桥

2006年5月于上海

序　言

生物地理格局是我们行星上进化和板块构造这两台伟大机器相互作用的结果。要解释它们，我们必须了解许多不同的科学领域——举例来说，进化、分类学、生态学、地质学、古生物学和气候学。虽然每个领域都做出它自己的独特的贡献，但是像本书这样的一本教科书，却因此不得不涵盖相似的范围，并且必须适合有不同背景的各类学生。今天，在证明亲缘关系的分子方法和在结果资料上添加格局的支序技术最终会合，有望革新我们对生物地理学的理解之时，这是特别需要的。

本教科书经过了32年和七次出版，生物地理学的研究上发生了许多变化。回溯到1973年，我们这个物种对我们这个行星的生物区系和气候提出的问题深度是难以正确评价的，并且“温室效应”还主要对园艺家们有意义，而不是对整个行星的忧虑。

地球的气候在变化，而且越来越成为人类活动结果的证据，到20世纪80年代逐渐变得比较明显，并最终导致比较大的公众争论和学术的复杂情况。在解释物理世界和生命世界的相互作用以及人类对它们每一个的影响上，在评估气候变化的可能结果和提出怎样最好地应对它们时，生物地理学分明起着一种重要作用。由于气候变化使老的谷物产区歉收，会有可能找到新的地区替代它们吗——如果是这样的话，在哪儿呢？或者我们将不得不寻找新的植物品种来适应这些新的外界状况——而如果是这样的话，我们在哪儿可以找到它们呢？关于生物地理学的研究总量在20世纪90年代显著增加，这大概就是原因。

但是，受到气候变化威胁的不仅有我们的粮食，而且有栖息在收缩和消失中的环境里的生物的多样性。这不止是博物馆和标本室的研究员们所关心的问题，因为我们也正在意识到我们的新药物和新食用植物都依靠这种多样性的程度。这样，为了鉴别这种多样性在何处最大和它在何处处在特别威胁之下，我们便意识到需要调查这种多样性。哪些栖息地受到威胁，我们应该怎样去尽力保护它们呢？对这些新的不可避免的事情，生物地理学者的反应之一是，审查它是否可以使用整合的岛屿生物地理学理论作为设计自然保护区的指导，该理论是1963年提出的。虽然有人主张，这个理论的预见能力现在似乎被滥用了，但是它在人类关心的这个领域中依旧是一个重要的概念。

在传统上，生物地理学教科书没有以陆地和岛屿生物地理学的相似深度和精度考虑海洋生物地理学。那也许部分地因为海洋生物地理学了解得比较贫乏，并且或许因为其不大重要。然而，我们现在认识到，在我们对食物巨大需求的影响下，海洋看上去无限的收获正在逡巡不前。幸好，海洋生物学家了解海洋生命动态的努力最近得到新的评估技术的巨大帮助，使得以卫星为基础的摄影监测成为可能。这使本教科书在这最新一版中，引入了关于海洋生物地理学的新的一章。学生们现在能单在这一本书里，比较和评价大陆、海洋和岛屿生物地理学的资料、格局和出现的问题。

这个新版第一次包含关于生物地理学的历史一章，它在这门课的教学上有特殊作用。学生们很容易相信教给他们的是简单的、纯粹的真理。但历史不仅给我们展示这门学科是怎样发展

的——新的理论受到检验，并最终被修正或否定，它也含蓄地告诉我们，今天正在传授的科学不是某种半透明构造的真和美。它仅仅有如对一片沙滩的最新描述，不久就会被改变的，也许被一次高潮或大风改变一点儿，也许一场风暴或陆地运动就更彻底地改变了它。这新的一章也以这样一节开始，它力图使学生们意识到，科学不是人类从事的独一无二的领域，不是冷漠的机器人进行的。反之，在这里介绍了他们的工作和思想的科学家们，像其他人一样，也犯错误、有偏见和有竞争；并且受当前的科学假设和社会制约的限制。在本书中，我们也尝试评价相互冲突的理论，并且就宁选哪一种给予合理判定。无论一个学生最后是一个足以成事的科学家，还是在我们的社会的另一个领域里，这些都是要学习的重要课程，并且是在阅读科学文献或者报纸及其他媒体中的科学报道时要应用的。

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传　　真：(010) 82086060

E - mail：dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街 4 号
高等教育出版社打击盗版办公室

邮　　编：100011

购书请拨打电话：(010)58581118

目　录

第 1 章　生物地理学绪论 …… 1

各章次序 …… 9
扩充读物 …… 10
参考文献 …… 10

第 2 章　生物地理学一史 …… 12

来自过去的教训 …… 12
生态的对历史的生物地理学与植物
　对动物 …… 14
生物地理学和创造 …… 15
今天生物的分布 …… 16
进化———种无效而危险的思想！ …… 17
达尔文登场 …… 19
世界地图：动、植物的生物地理区 …… 19
说服世界 …… 22
现代历史生物地理学的来源 …… 25
生态生物地理学的发展 …… 29
一起生活 …… 30
海洋生物地理学 …… 31
岛屿生物地理学 …… 33
摘要 …… 34
扩充读物 …… 35
参考文献 …… 35

第 3 章　生物多样性的格局 …… 38

有多少物种？ …… 38
多样性的梯度 …… 43
生物多样性热点 …… 52
时间上的多样性 …… 55
海洋生物多样性 …… 60
动态的生物多样性 …… 60
摘要 …… 61
扩充读物 …… 61
参考文献 …… 62

第 4 章　分布的格局 …… 65

分布的限制 …… 65
超越阻限 …… 67
一个成功的科：紫菀科 …… 68
蜻蜓的格局 …… 71
木兰：进化孑遗 …… 74
气候孑遗 …… 75
特有生物 …… 80
自然限制 …… 81
环境梯度 …… 82
因子的相互作用 …… 88
物种相互作用 …… 90
入侵 …… 92
减少竞争 …… 97
迁移 …… 101
捕食者和猎物 …… 104
摘要 …… 106
扩充读物 …… 106
参考文献 …… 106

第 5 章　群落和生态系统 …… 110

群落 …… 110
生态系统 …… 113
生态系统和生物多样性 …… 115
全球范围的生物集群 …… 118
气候的格局 …… 122
生物群落和气候建模 …… 128
变化中世界的生物群落 …… 129
摘要 …… 130
扩充读物 …… 130

参考文献 …… 131

第 6 章 新颖性的来源 …… 133

自然选择 …… 134
达尔文的解释和达尔文雀 …… 135
有机体内的控制力量 …… 138
从种群到物种 …… 139
多倍体 …… 141
杂种繁殖的障碍 …… 142
生存竞争 …… 144
自然选择的“学说” …… 144
争论和进化学说 …… 146
进化和人类种族 …… 148
摘要 …… 149
扩充读物 …… 150
参考文献 …… 150

第 7 章 岛屿上的生死存亡与进化 …… 152

岛屿的类型 …… 152
到达那里：进路问题 …… 154
死在那里：生存问题 …… 157
统合资料：岛屿生物地理学理论 …… 158
关于这个理论的又一种想法 …… 160
岛屿生物地理学理论和自然保护区设计 …… 162
重新开始：拉卡塔岛的故事 …… 164
海岸环境 …… 165
内陆生物 …… 166
在那里进化：适应辐射的机会 …… 171
夏威夷群岛 …… 174
到达的机制 …… 175
在夏威夷群岛内进化辐射 …… 176
摘要 …… 181
扩充读物 …… 181
参考文献 …… 181

第 8 章 过去的生物 …… 186

板块构造 …… 187
过去地理学的证据 …… 189
移动中大陆的早期陆地生物 …… 190
一统世界——一瞬之间 …… 192
有花植物的兴起 …… 197
晚白垩纪和新生代的地理、洋流和气候变化 …… 199
晚白垩纪和新生代的植物群变化 …… 201
摘要 …… 204
扩充读物 …… 204
参考文献 …… 204

第 9 章 今天生物的地理学 …… 208

哺乳动物：最后的格局 …… 209
今天有花植物的分布 …… 216
哺乳动物地理学对有花植物地理学：比较和差别 …… 217
东半球热带：非洲、印度和东南亚 … 219
非洲 …… 220
好望角植物区系 …… 222
马达加斯加 …… 222
印度和东南亚 …… 223
澳大利亚 …… 225
新西兰 …… 226
西印度群岛 …… 227
南美洲 …… 231
晚白垩纪/早新生代 …… 231
新生代后期 …… 231
晚新生代/更新世 …… 232
北半球：全北区哺乳动物和北方区植物 …… 234
摘要 …… 236
扩充读物 …… 237
参考文献 …… 237

第 10 章 冰和变化 …… 242

气候波动 …… 243
间冰期和小间冰期 …… 244
更新世的生物变化 …… 248

末次冰期 …… 249
冰川作用的成因 …… 257
当前的间冰期：一个虚假的开头 …… 260
移动着的森林 …… 262
干燥的陆地 …… 267
变化的海平面 …… 268
温暖时期 …… 270
气候变冷 …… 271
有记录的历史 …… 273
摘要 …… 274
扩充读物 …… 274
参考文献 …… 274

第 11 章 改造这个行星 …… 278

人类的出现 …… 278
现代人类和大型动物区系的绝灭 …… 283
驯化和农业 …… 285
人类寄生虫疾病的生物地理学 …… 291
早期人类文明的环境影响 …… 293
摘要 …… 294
扩充读物 …… 295
参考文献 …… 295

第 12 章 在水中划线 …… 298

海洋中和海底上的带 …… 301
海洋的基本生物地理学 …… 302
深海界 …… 303
洋盆的动态 …… 303
海洋水中的生物格局：大洋内的生物群落和省 …… 305
洋底上的生物格局 …… 308
水热喷口动物区系的生物地理学 …… 310
浅海界 …… 311
大陆架动物区系内动物区系的中断 …… 313
岛屿的海岸动物区系 …… 315
大陆架动物区系之间的越洋联系和阻限 …… 315
陆架海的纬度格局 …… 316
珊瑚礁 …… 317
摘要 …… 321
扩充读物 …… 322
参考文献 …… 322

第13 章 阐释过去：I. 分子和同位素生物地理学 …… 326

生物的分子 …… 326
DNA、RNA、酶和种系发生 …… 328
分子钟 …… 330
分子进化和鸟类生物地理学 …… 331
人类生物地理学和分子方法 …… 333
种群崩溃、瓶颈和灾变 …… 334
生物地理学中的同位素 …… 336
生物地球化学循环中的同位素 …… 337
新的水平 …… 338
摘要 …… 338
扩充读物 …… 339
参考文献 …… 339

第 14 章 阐释过去：II. 原理和实践 …… 342

主要分水岭：散布对分替 …… 342
散布中心和起源中心 …… 344
现行的生物地理学分析方法 …… 345
种系发生生物地理学 …… 347
种系地理学 …… 348
分支生物地理学 …… 349
概括轨迹 …… 351
特有性俭约分析 …… 352
特有性和更新世问题 …… 354
泛生物地理学“新西兰学派” …… 355
古地理学 …… 357
摘要 …… 358
扩充读物 …… 358
参考文献 …… 358

第 15 章 预示未来 …… 361

人类种群 …… 361

变化中的气候 …… 364
氮和硫超负荷 …… 367
其他污染物 …… 369
全球变化的生物地理后果 …… 370
种群衰退和绝灭 …… 374
变化中的群落和生物群落 …… 376
我们由此去何处? …… 377
摘要 …… 379
扩充读物 …… 379
参考文献 …… 380
索引 …… 383
图版 …… 413

第 1 章　生物地理学绪论

有一样我们大家共同拥有的东西：我们大家共有同一个行星，这是我们全体的家。因为这个缘故，并且也因为人口增长和资源减少正在将地球置于较大的重负之下，我们现在指望研究地球及其生物的科学家忠告我们怎样最好地管理这个行星，以保证它的未来并从而保证我们自己的未来。

这一困难的但生死攸关的任务所涉及的科学中有生物地理学——对生物在空间和时间上的研究。生物地理学者试图回答这样一类基本问题，诸如：为什么有如此之多生物呢？它们为什么以它们那种方式分布呢？它们总是占据它们现今的分布格局吗？人类现今的活动正在影响这些格局吗？如果是这样，未来的前途怎样呢？

生物地理学是一门多学科的科学，有漫长历史。它的来源深深地处在生物学、地理学、地质学、古生物学和生态学等有关的科学之内。18 世纪发现性的地理学航行，为生物地理学以它自己的名义作为一门科学兴起铺平了道路。分布记录的积累继续到今天，而生物地理学最终必须建立在这样的资料之上。在小猎兔犬号（*Beagle*）* 调查船的航行中，达尔文收集和深思生物地理学材料，那最终使他得出通过自然选择进化的概念，一种将改变生物学整个过程的思想。了解现代生物地理学的概念架构，需要该学科几个世纪怎样发展来的知识，而这个主题将在第 2 章中讨论。

生命世界最令人难忘的特征之一是它包含的生物的充分多样性，而生物地理学者面临的主要问题之一，是怎样解释这种多样性和不同物种在这个行星的表面出现的不同格局的原因。举例来说，为什么有一个以上的海鸥物种呢？而为什么不同物种的海鸥具有不同的分布格局，有的广布，而别的非常地方性呢？为什么有这么许多类型的禾草生长在同一片田野里，全都明显地恰好起着相同作用呢？为什么奥地利比挪威的蝴蝶物种多呢？生物地理学者的任务不仅是回答这样特殊的问题，而且要寻求一般规律，它们能够解释许多这样的观察，并且将提供一个一般性的理解架构，随后能够用来预报有关伤害自然界的后果。

世界最著名的生物多样性专家之一，哈佛大学的爱德华·O. 威尔逊（Edward O. Wilson）[1] 主张，在人类这个物种起源时，地球上生物的多样性比以前地球历史进程曾有的都丰富。我们这个物种的出现和文明的发展，对世界的生物地理明确地有过并将继续有深刻的影响：改变物种的分布区，并且引起有的物种绝灭。从生物多样性（第 3 章的主题）的观点看，人类的进化是某种灾难，没有考虑人类的影响而企图做任何生物地理学综合，那将是十分不现实的。很少有物种能在它们的某个生态和分布方面逃脱人类活动的影响。因此，我们人类这个物种将在本书中起重要作用，不仅因为我们对其他动、植物物种的影响，而且我们也是许多——或许多达 3 千万个——其他物种当中的一个，并且在根本上我们如同其他物种一样，服从相同规律。我们对黄颈黑雁、橡树和渡渡鸟了解得越多，我们就将越正确评价我们自己在事

---

* 音译为比格尔号，曾被译为贝格尔号——译注。

物秩序中的位置。

因为面对范围如此广阔的问题，所以生物地理学必须借助范围广泛的其他学科。举例来说，解释生物多样性涉及了解地球表面的气候类型，涉及了解植物光合作用的生产力依气候和纬度而不同的方式。我们也必须了解什么构成对动植物适宜的特殊生境，为什么具有特殊的土壤化学、湿度水平、温度范围或者空间结构的场地特别有吸引力。因此，要回答这样的问题，气候学、地质学、土壤科学、生理学、生态学和行为科学全都必须求助。

但是，这种问题的答案很大程度上是取决于我们研究它们的空间范围。举例来说，两个蚂蚁物种可以共有同一大陆，甚至同一林地区域，但是它们不可能共有同一营巢空间。当我们在平方米而不是平方千米的范围上审查它们的空间格局，就可能从未发现这两个物种在一起。正如第4章将讨论的那样，生物地理学自身涉及一切水平的范围。

让我们来看在局部水平考察范围效应的一个例子。在芬兰南部的一个北方针叶林区的非常详细的小范围生物地理学调查中，来自赫尔辛基大学的一些研究者[2]设置了一个陷阱网格，沉入地下（“陷坑”），他们从中收集了那些倒霉的，碰巧失足落入陷阱的土居昆虫和无脊椎动物。依此方式，在他们研究的区域，他们能够精确检测这些漫游的小生物在哪儿搜寻食物。他们放置了一个网格，测得网格一个轴长125 m、另一个轴长60 m，每间隔5 m放一个陷阱——总共300个。他们记录了落入这些陷阱的所有蚂蚁和土壤甲虫（步行虫），汇总他们一整个夏天的记录，其中一些结果示于图1.1和图1.2。

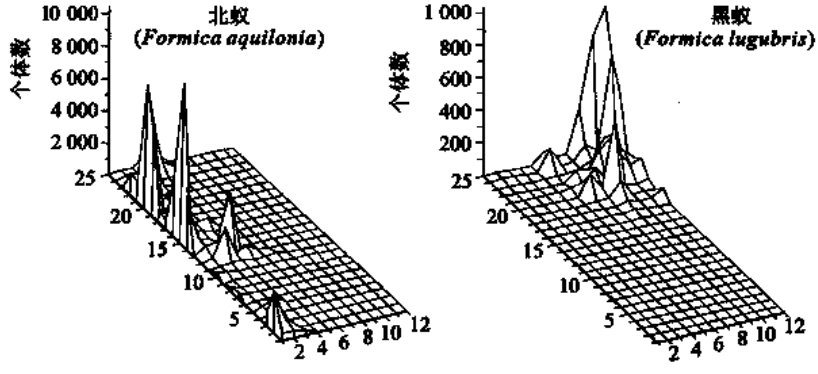


图1.1 在芬兰南部的北方针叶林中一个陷阱网格所捕捉的两个蚂蚁物种的多度。网格上的数字指的是陷阱的5 m间隔，因此整个网格是125 m×60 m，有300个陷阱。能够看到两个蚂蚁物种在空间上彼此排斥。（资料来自Niemela *et al.*[2]）

在图1.1中我们见到占据该区域的两个蚂蚁物种的多度格局。在与它们的巢址有关的多度上它们的峰很尖，同时北蚁（*Formica aquilonia*）有许多巢穴中心，黑蚁（*F. lugubris*）只有一个主巢穴。虽然在一个样本大小为几百平方米的检查中发现两个物种在一起，但当我们更详细看时，它们是十分严格分隔的。群体间竞争性相互作用明显导致严格的空间分离。

我们在图1.2中展示了占据同一区域的一些土壤甲虫的结果。所示的前两个物种 *Leistus terminatus*（图1.2a）和 *Cychrus caraboides*（图1.2b）有十分相似的分布格局。两者比较共同地都朝向样本图的右下方，并且当我们把它们的格局与蚂蚁的格局比较时，吸引人的是断定它们躲开蚂蚁最稠密的区域。土壤甲虫和蚂蚁之间这样的负的关系是自然界里的常见情况。发

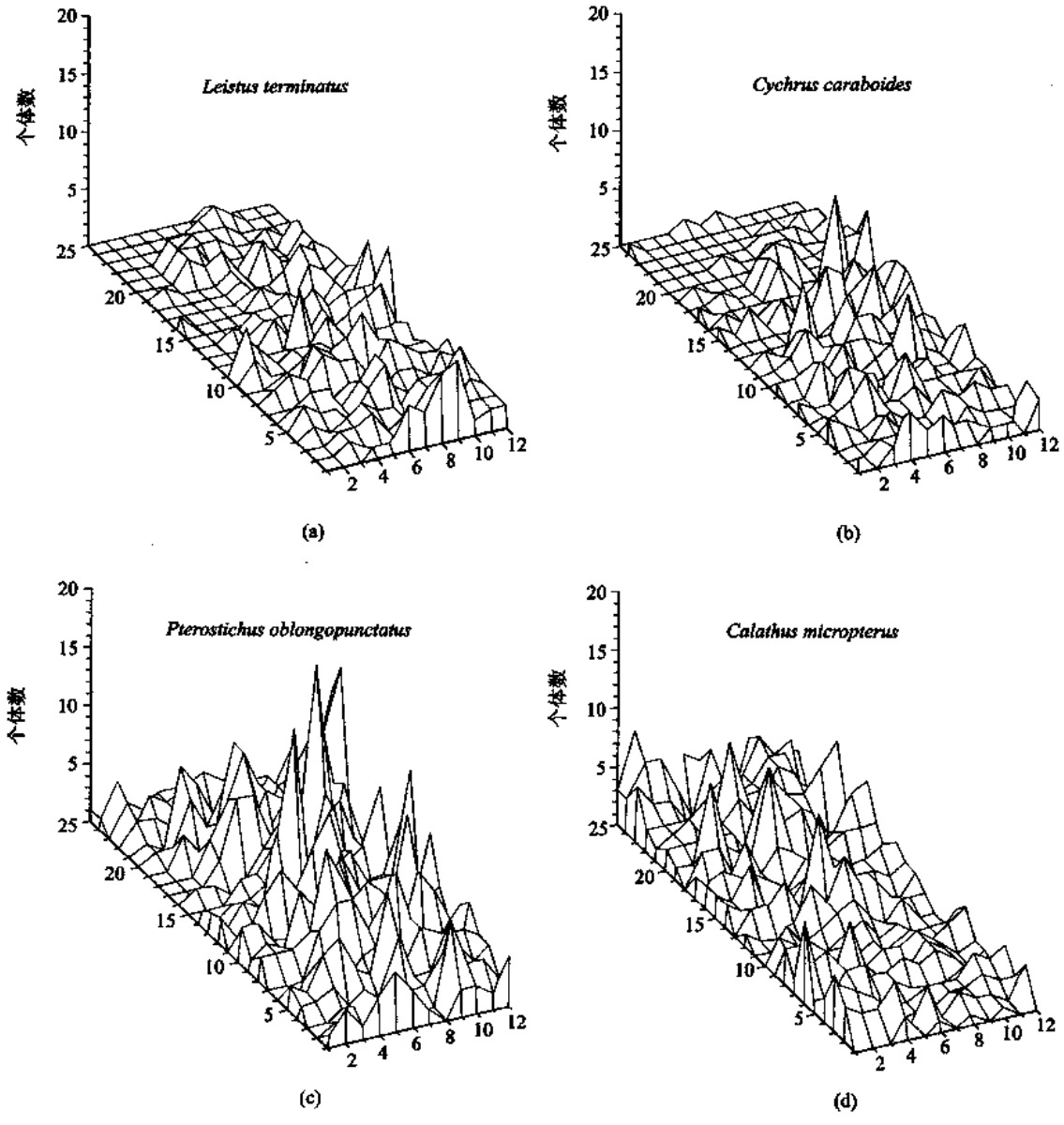


图 1.2　图 1.1 所示的网格但是 4 种土壤甲虫的记录。(a)、(b) 和 (c) 所示物种在蚂蚁丰富的区域多度下降，而物种 (d) 在蚂蚁地区比较丰富，这后一物种大概捕食蚂蚁。(资料来自 Niemela *et al.*[21])

现两个甲虫物种在一起的事实提示，它们没有任何有关彼此共有空间的顾忌，因此它们大概并不相互消费，十有八九它们也并不为食物竞争，否则大概这个或那个物种会被更良好的竞争者排斥。*Leistus terminatus* 捕食细小的动物（弹尾虫和螨），它们吃落叶或分解了的植物物质。在另一方面，*Cychrus caraboides* 是一种专门的摄食者，捕食软体动物——蛞蝓和蜗牛。这样，这两者有十分不同的食物需求，并且可以栖居在一个区域，没有任何负的相互作用。

第三种甲虫 *Pterostichus oblongopunctatus*（图 1.2c），比另外两种的哪一种都丰富，并且

它的分布区也与它们的重叠。它是一般化的猎食者，因此虽然它很可能与另外两种竞争，但是有幅度较宽的食物来源供它选取，使它可以和它们共存。然而，正如前两种的情况，它也似乎躲开蚂蚁。第四种甲虫 *Calathus micropterus*（图 1.2d），有更不同的格局。不像前三个物种，它在样本区域的上端显得比较丰富。这个物种吃什么，现在还知道得不精确，但是它的许多近亲捕食蚂蚁。因此，对它在所研究区域的蚂蚁出没部分的多度，这是最可能的解释。

动物的详细局部研究的这个例子，揭示了在这个范围里调查有机体的格局是怎样的复杂。这组资料能够主要用摄食关系来解释，但是其他生物的相似格局往往与诸如温度差异、光照、小气候、湿度等因子有关，或者有些动物活跃在白天（或黑夜）的不同时间里，这样，甚至在这个研究范围里也把时间维加到生物地理学上了。

存在生物地理学者会问的其他问题，不能由在这个范围的空间研究回答。如果我们要知道为什么棕榈树（它在世界上有将近 3000 种）主要限制在热带和亚热带，那么我们就得补充生理学和有更宽广概念的竞争的知识，包括地质历史和类群的长期进化发展。需要水平比较高的这一研究范围解决的其他问题，包括为什么生物的多样性似乎在比较低的纬度比在两极地区高，或者为什么在高纬度的动物分布区往往比来自赤道地区的动物的宽广。有的生物地理学者，比如新墨西哥大学的詹姆斯·布朗（James Brown），通过采用“大生态学”（macroecology）这个术语，区分了需要大空间范围和长时间延续的那些生态学的和生物地理学的研究[3]。为了符合对它的所有要求，生物地理学需要用到生态学的这大（macro）和小（micro）两个方面。

生物之间的相互作用（相互吞食、为食物相互竞争等），分明在生物地理学上非常重要，并且可以决定不同物种能否一起在群落中找到（群落是在第 5 章深入考虑的一个概念）。这些相互关系可能变得如此复杂，以至一种动物或植物的多度变化，往往对群落的其余生物会有未曾料到的后果。因此极其重要的是，如果生态学者和生物地理学者要有能力预测由环境变化，或者采用某种土地利用或经营管理措施所带来的结果，他们就应当知道这些关系。

这些相互关系的潜在复杂性特别地错综的一个例子，已由纽约米尔布鲁克（Millbrook）的生态系统研究所的克莱夫·琼斯（Clive Jones）等人描述[4]。他们在美国东部检查了橡树、老鼠、蛾、鹿、蜱和人之间的关系，并且发现了复杂的相互关系的网络。橡树在秋季生产许多树籽（“橡实”），但是在有的年份产量比别的年份大。大体上讲，每 2～5 年来一个好的“橡实年”。橡实被白足鼠吃了，但是橡实年也吸引了鹿，在这些橡实年，鹿在橡树林里度过它们的 40%时间，比较正常的年份仅有 5%。橡树的第 3 个消费者是舞毒蛾，它的毛虫吃橡树叶，在成灾的年份，那时它的种群上升到高得不平常的水平，可以把叶子吃掉到导致橡实产量减少的程度。老鼠吃土壤中居住的舞毒蛾蛹，并且能够以那种方式控制蛾子的种群（图 1.3），这又增加了复杂性。

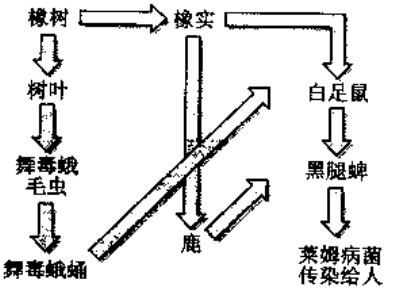


图 1.3 一个复杂的相互关系网络，橡树的橡实生产关系到老鼠和鹿的多度，并因此关系到人类被黑腿蜱传染上莱姆病的危险。橡实产量的变化可以影响系统的所有其他部分。

白足鼠携带固有的一种布氏旋毛菌（*Borrelia burgdorferi*），并且它们把它传到寄生的蜱上，蜱开头长在老鼠上，然后转移到鹿上。鹿自己并不被感染，但是它

们散布蜱，因而帮助传播疾病。携带这种细菌的蜱也可以附着到在树林中行走的人上，然后他将染上莱姆病。橡实年的出现给了这个网络动态要素，因为当橡实丰富时，老鼠种群上升，鹿在树林里度过较多时间，蜱因之有一段特别成功的时间。这是研究者实验证明的，他们通过人工供应额外的橡实，然后留心观察老鼠种群扩大、鹿移动进入橡树林和蜱增殖。在一项分开的实验中，人为地通过引诱入陷阱捕捉来减少老鼠的种群，舞毒蛾种群随之上升，然后可能减少最早的橡树叶，并因而减少系统的橡实供应。在自然情况下，由于老鼠种群建立占用时间，蜱的多度和因此对人类健康的威胁，在橡实年之后的两个季节最大。因此，在了解森林群落内这一组复杂的相互关系的基础上，预报对树林中行走的人类健康的威胁是可能的。这恰恰是研究得特别好的一个例子，但是生物地理学者需要知道在他们研究的系统中存在这样的复杂性。

时间因子分明在生物地理学上也是重要的，并且它像空间因子一样，需要在不同范围里考虑。蝙蝠和家燕在昼夜循环的不同时间捕捉飞行的昆虫，这样它们能够共存。年复一年的气候波动可以影响橡树结实和草食昆虫的瘟疫。多个世纪的气候变化可以在比较大的范围里对生物的分布格局有影响，而当数千年过去并涉及大的气候周期时更是如此。数千年发展成数百万年，而这种进化的过程在生物地理学者的考虑中变得更加重要。

地球上活的生物的多样性不一定相同，化石的研究使这久已清楚。新的物种产生了，老的物种绝灭了。鉴别生物多样性因此涉及了解新物种产生的机制，而研究新颖性的来源即新种能够产生的方式，是生物地理学工作的一个基本部分。我们有充足的理由忧虑这个行星上目前的绝灭速率。但是，我们能够指望新种进化得多快来取代它们呢？物种能够适应得多快来应付人类正在对世界的气候和生活状况造成的改变呢？生物地理学的这个方面将在第6章考虑。

我们能够观察物种在它们的形态、行为和生理上甚至随着当代条件变化而变化，并且我们能够从化石记录看到它们过去怎样改变和适应变化着的条件。以林鼠为例，现在有强有力的证据表明，在地质学上最晚近的过去，这种动物依照气候状况改变了它的身体大小。在生物地理学上有一种观察，往往叫做贝格曼定律（Bergmann's rule），也就是在温暖气候中的动物，有比它们在寒冷气候中的近亲小的倾向。大型动物据说比小型动物容易被很高的温度杀死，因为它们不能够快速地散失体温；在另一方面，小型动物在寒冷状况下可能禁不住辐射掉太多的热量。就北美的狐尾林鼠而言，已经证明可以根据化石记录研究过去14 000年的大小变化。然而，新墨西哥大学的菲丽莎·史密斯（Felisa Smith）和她的同事的研究[5]，实际没有使用动物本身的化石，倒是根据过去各种时间林鼠所堆成的废物堆或者粪堆中找到的粪粒来研究。

实验容易证明，大的林鼠产生大的粪粒，并且已经在这二者之间建立了一种精确的关系，因此我们能够从一个粪便堆推断产生它们的林鼠恰好多大。图1.4表示用放射性碳技术测得的不同年代粪堆化石得出的结果。在14 000年前，冰川时代刚终止，来自粪堆的证据表明，大的粪粒可能由大的林鼠堆积。粪粒的大小在约6 000年前减到最小，据认为那时气候是比现今温暖的，然后随着气候变冷粪粒又增大。生物地理学者能够以这种方式了解小进化的发展，在此例中是动物的大小，并且检验像贝格曼定律这类假说。此处该假说似乎很受支持。

化石记录也使我们能够考察过去，并且观察在时间的推移中变化着的生物分布格局。在

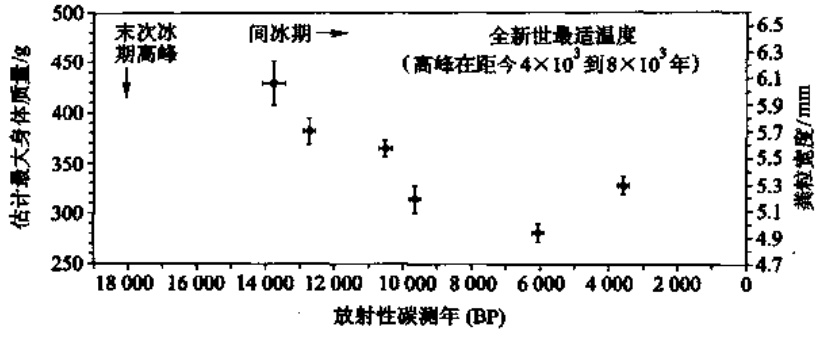


图 1.4 图解示过去 14 000 年北黄林鼠的大小的变化。该动物的身体大小是根据过去各种年代堆积在粪堆中的粪粒化石估计的。(资料来自 Smith *et al.*[5]，并经许可)

动、植物对环境和气候变化反应的无穷序列的经常变化的镶嵌画上，我们目前的自然界阅历刚好代表一个点。因此生物地理学绝不是一个静止的学科，我们应当总是意识和考虑到，生物在条件有利于它们或者在一个特殊地区中使它们的生活比较困难时，对它们的分布格局进行着修正。当条件变化得太快而不允许遗传调节和进化时，种群、物种甚或整个物种类群可能进入绝灭。按进化术语说，绝灭不是规范的一个例外，它是经常变化着的生命格局的一定特征。新颖种类的繁荣，以适应差的过时类群的必然消失为代价。

因此，了解生物地理学必定涉及时间方面，不仅包括我们用来测度人类历史的年代（十年）或者世纪（百年），而且包含百万年，甚或亿年，那期间动物和植物的整个类群可以从兴起到繁荣并且走到绝灭。在这个时间范围内甚至大陆也不能维持静止。地球地幔中的凸起力量把陆块带到了这个星球的表面，造成超级大陆的破碎和偶尔巨大暴力的大陆碰撞。这些运动在动、植物的分布格局上有了显著的反响。陆块破碎和运动导致有关的生物类群被远隔，而碰撞把起源十分不同的、不曾想到的类群带到了一起。因此，没有考虑这些长期的地质运动，任何生物地理学的解释就不可能是完全的。第 8 和 9 章提供这些过程和它们影响生物地理学思想的概况。

然后，生物地理学涉及对分布格局的分析和解释，涉及对过去已经发生和今天正在发生的分布变化的理解。因此，它的研究必定以生物的单位或“分类单元”（taxa，以后均略作类元）的定义开始。分类学，物种间进化关系和类群的研究，构成了生物地理学的基础。我们如果要研究生物多样性，就必须有能力鉴定和界定物种，而我们如果要研究生物地理学的进化方面，就必须了解物种间的亲缘关系。直到近期，物种一直是根据它们的构造和形态定义的。在一个进化着的世界里不要指望精确的物种定义，因为新种是经常随着环境变化和新的选择压力生效而相互分离的，但是正规要求物种是形态上可相互区分的，并且拥有穿越物种阻限繁育的有限能力。然而，形态（形状、大小和类型）是很可变的，并且能够对环境因子做出反应，因而在物种的定义上决不是充分可靠的。甚至生物化学表征，它对一些类群（比如地衣）的分类学定义已变得愈加重要，也不一定是完全可靠的。在分类学中，我们追求有机体和物种类群之间基础的遗传关系，因此理想的方法是直接研究基因。这在近些年已经成为可能，并且分子遗传学的研究已经把一种新的有力工具放进了生物地理学者的手中，不仅用于生物的进化归类的研究，而且用于追踪它们的历史，甚至还把近似的时间范围添加到进化趋异上。这个重要的新方

面是第13章的主题。

生物地理学也涉及什么类元在什么地方找到，并且涉及那个“什么地方”的生物地理学定义是什么：它是北美洲的，或者海拔高度2 000 m和5 000 m之间的陆地，或者纬度N17°和S23°之间的陆地吗？格局一经确立，就出现两组问题。有内在的问题：生物是怎样在这个区域适应生活条件的？这又产生对立的、外部定向的问题：为什么这种生物在相邻的区域不存在？什么是阻止它存在的（生物的或环境的）因子呢？可以认为这些因子形成了一道障碍，阻止生物进一步扩散。岛屿是体现这种隔离效应的非常典型的例子（见第7章），岛屿提供了隔离效应的一个天然的实验室，因此岛屿生物地理学发展了它自己的系列模型和假设就不令人奇怪了。它们的相对简单的生态系统和特有的变种，也对我们的进化过程的研究贡献了独特的视角。它们的生态系统的简单性，使得我们分析岛屿生物区系的不同成分的组织和相互作用，要比在大陆的复杂广大的生物区系的情况容易得多。印度尼西亚的拉卡塔岛的生物在1883年的火山大爆发中消灭了，在这种情况下，我们也有机会研究这样一个生态系统由经天空或海洋到达的拓殖者重建的方式。

岛屿的变种和岛屿的生物区系，也对我们力图了解有助于这些格局形成的因子和这些因子相互作用的方式提出挑战。理想地我们能对这些加以整合并构建一个公式，它可以使我们有能力预报一个岛屿生物区系处在既定环境下可能怎样。这样一个预报模型不仅提供一种综合来满足理论性学者，而且它也可以给生态学者提供有用的工具，以设计既有保护作用又有代价效应的自然保护区。

当一种生物的分布格局是不连续的或者“间断的”，即该物种见于若干分离的区域时，就出现隔离的极端形式。对此可以提供两种不同的解释：首先，生物体可能原来只存在于一个区域，并且有能力穿越居间的阻限地区拓殖其他区域；要么就是阻限可能后来出现，把一个一度连续的简单分布格局分成分隔的单位。这两种解释分别称为“散布”和“分替”（见第342页）。

就活的生物而论，通过调查它们的生态学和对生活和散布的适应，这些问题全部可以详细考察。这些考察可能延续好几十年，并且分析例如一系列干旱夏季的效应，它们可能引起局部生态变化，影响个别物种在几千平方米上分布。在这种环境下可用于分析的范围宽广的现象，导致了这种类型的生物地理学考察变成所谓“生态生物地理学”。

在最近几个世纪发生的生物地理变化，已得到充分证明，并且它们的原因往往是了解得相对充分的。它们也限于可观察的、研究多的现象，诸如气候变化或者在陆地和水中分布的细小地理变化。而且，受影响的类元是比较恰当界定的且可以作为活的生物来研究的。从湖泊或海底沉积岩芯或树轮的分析可以得到的分布和气候资料，和放射性碳测年合起来，已使这种生态生物地理学回溯到距今许多千年前成为可能。这往往为物种的现代分布格局提供丰富的信息供应和解释。

冰川时代的生物地理变化在时间上间隔稍大，可以看做生态生物地理学的外推。它们影响整个生物区系，而不只是个别物种，涉及几千千米上的分布格局和生物成带现象的变化，并且是由地球轨道的系统变化或者由海平面或海流的细小变化引起的。不过，涉及的过程、现象和生物事实上是与今天的那些相似的，并且证据比较丰富。

了解更长期的变化和更古老的生命格局，需要一条不同途径。这些变化发生在几千万年前

或者甚至几亿年以前，涉及整个大陆的分裂、移动或合并，产生新的山脉，或者造成大洋和大海的出现或消失，伴以气候变化。受影响的生物区系被运移了几千千米，并且包括现在完全绝灭而不可能用于生态学研究的类群。因此这样长期的历史生物地理学所涉及的资料是有限的和不完全的，并且不能仅仅如同方法的外推用于分析较近的过去现象那样处理。不同类型的资料和为分析它们所提出的方法，形成第 14 章的基础。

地球历史的最近 200 万年，即第 10 和 11 章的主题，因为许多理由而对生物地理学有特殊意义。在这个时期内，最近 7000 万年左右变冷的气候变得特别不稳定，并且进入了一系列的波动，在波动中地球的冰帽有了交替的扩大和收缩。在这些事件里，新的冰帽在北美洲和欧亚的大陆陆块上扩张和收缩。这种冰期和间冰期的循环，在影响动、植物的现代分布格局上起了特别重要的作用，不仅表现在改变气候的直接作用上，而且也体现在引起全球海平面的升降交替上。升降的海平面周期地形成和瓦解了连接岛屿到陆块、甚至大陆相互连接的陆桥，就像东亚和阿拉斯加的情况那样。生物的现代分布格局往往提供萎缩的种群和意外地没有特定生物的岛屿作为例子。因为在最近 100 万年左右的大部分时间，现在存在的物种多数都存在了，它证明了重建地球的地质历史的这个最后阶段的详细的生态变化，比早期阶段的可能重建更容易。

为什么生物地理学者对这个最新近的时期有特殊的兴趣，一个理由是我们本身这个物种进化了，并且在这最后 200 万年左右内成为地球主宰的事实。智人（*Homo sapiens*）从稀树干草原的一种社会性猿的地位到它现在全球统治地位的发生，拥有一个对现代人类重要的消息。从一条生物地理学途径发展到人类开发的情景，是环境的巧妙操作之一，使能量从天然食物网的其他部分转向支持一个物种。这在动物界不是不知道（有些蚂蚁豢养蚜虫并在园圃里培养真菌），但是就我们本身这个物种而论，农业和后来工业加工的发展在我们发现难以了解的现代世界里创造了一组新的条件。一个物种造成了这样一种冲击，以至于它现在影响整个行星的重大的地球化学和气候过程，那是难以掌控的。

我们也由于使生境破碎成更为隔离的单位而为有机体创造了新的阻限。这种收缩和破碎的一个例子，是由马达加斯加的雨林提供的（图 1.5），一个特有（就是说是限于这个特殊地区的）物种丰富的生境[6]。这种类型的发展已对自然保护者提出了许多问题，比如当减少到小种群时与同一物种的其他种群遗传上脱离接触，物种将怎样应付[7]？这样的种群更容易绝灭吗？它们将彼此分隔地进化和形成新的宗吗？如果地球的气候变化，它们将怎样反应呢？它们将能够移居到合适的新区域，还是流落在它们的隔离区之中单纯地衰落和绝灭呢？

生物地理学的研究对这些问题有的特别适切，因为对影响了其他物种成功和失败的过程和因子的了解，可以很好地帮助我们改善目前的状况。如同在第 15 章说明的那样，生物地理学将有希望及时地发展成一门预见性科学。

所提到的各章全都就大陆的陆块——对我们来说最明显的地方和研究了解得最彻底的地方，涉及了生物地理分布的不同方面。长期以来海洋都被看做：在对我们的食物供应的贡献上是源源不断的，并且它如此广大，乃至我们无力改变或损害它。但是现在明白，我们从海洋搜集食物的能力日增，不利地影响了我们赖以补充那些资源的海洋生物的种群。因此，不管海洋环境多么不同，也不管事实上我们对它的动物区系和格局的了解，与对陆地的了解相比还仍然处在初级得多的阶段，尽可能迅速发展海洋生物地理学学科已势在必行。第 12 章将概述在这项事业上我们今天站在什么地方。

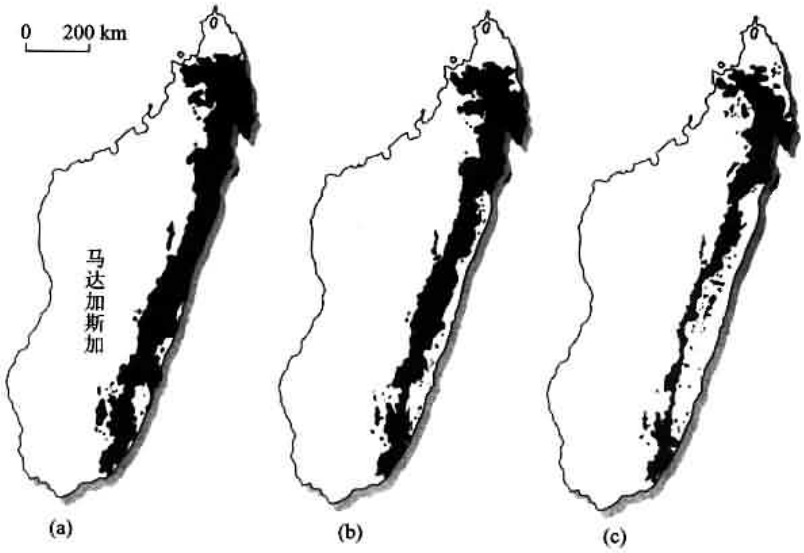


图 1.5 非洲东岸马达加斯加岛的雨林分布。(a) 森林原来的大概范围；(b) 1950 年的状况；(c) 雨林在 1985 年的分布。(资料来自 Green & Sussman[6]，1990 AAAS 版权)

总之，对生物地理学的认识可能有助于强调保护现在还留给我们的那些资源的必要性，这样我们可以明智地使用它们。生物地理学也可以提供我们必须发展这种智慧的知识。黄颈黑雁是一种十分逼近绝灭边缘但恢复了的鸟类，橡树是在漫长和成功的进化历史后仍然能恢复原貌和可以适应的一个物种类群，我们有许多要向黄颈黑雁的历史学习，也向橡树的学习，但是我们一定不要忘记渡渡鸟。历史生物地理学有它的警示，也有它的鼓励。

各章次序

在设计任何教科书时的问题之一是以逻辑次序放置各章。这里有两个困难：第一个是各章虽然不可避免地必须在单独的系列之中，但是如同我们将看到的那样，事实上它们涵盖的主题之间存在复杂的、多维的关系；第二个困难是，无论如何也没有单一的理想顺序。不同的读者有不同的背景和兴趣，将以不同的方式使用本书。因此在这一节里，我们介绍照我们看来本书各主要论题和各章之间的相互关系，这样，不同的读者能够选取他们发觉最满意的那种顺序(图 1.6)。

如同本章业已说明的那样，生物地理学的基本划分在生态生物地理学和历史生物地理学之间。把生态生物地理学（“生物多样性的格局”、“分布的格局”和“群落和生态系统”）看做两个部分的第一个，似乎合乎逻辑，因为它在比较小、比较详细的水平上论述主题。但是，为了恰当理解生态过程，学生也需要了解构成它们的基础的进化机制（“新颖性的来源”）。岛屿生物地理学相似地主要涉及生物自身和生物种群里的变化和选择的过程（“岛屿上的生死存亡与进化”）。它说明进化的过程，因此在转向构成历史生物地理学的生物地理学的较大范围方面之前，接着论述它似乎合适。

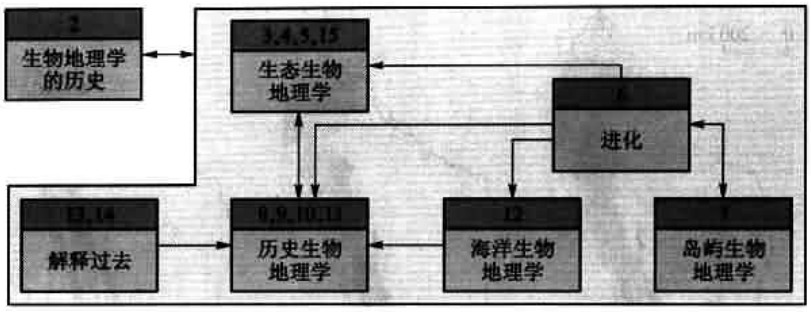


图 1.6 本书各主要论题和各章之间的相互关系。数字指第几章。

虽然历史生物地理学的顺序在许多方面是一个单纯的美妙故事，以遥远的过去开始，以今天的生命结束，但是还有两个要素，其重点在不同的范围上。两章（“过去的生物”和“今天生物的地理学”）牵涉到时间的广大延伸和我们整个行星上的格局。这种亘古时间的次序由另外两章跟着（“冰和变化”和“改造这个行星”），其中焦点转变到了我们本身这个物种和它对这个行星逐渐增加影响的一个更短的历史时间范围。这个系列的各章论述陆地上的生命，跟着是比较新的海洋生物地理学主题（“在水中划线”）。

所有这些论题，以这种或那种方式，形成本书的核心。另外两个论题分开来放。其中用来了解历史生物地理学的不同技术的方法学放在了末尾（“阐释过去：I 和 II”），为了不打断 5 章中致力于历史生物地理学主题的叙事流。如果读者喜欢，它们反之可以在历史生物地理学的前两章之后考虑。最后，为了看看我们在今天和最近的过去看到的变化将怎样影响未来的世界，以试图展望未来的一章（“预示未来”）来结束似乎是合乎逻辑的。

新的一章“生物地理学一史”直接放在这个绪论之后，因为意在它既提供这个题目的一个概况，也提供关于科学曾经、应该和正在实行的方式的一些警示性故事。

扩充读物

Beebee T, Rowe G. *Molecular Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2004.

Crisci JV, Katinas L, Posadas P. *Historical Biogeography: An Introduction*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2003.

Southwood R. *The Story of Life*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

参考文献

1 Wilson EO. *Biodiversity*. New York: National Academic Press, 1988.

2 Niemala J, Haila Y, Halme E, Pajunen T, Punttila P. Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *J Biogeogr* 1992; 19: 173-81.

3 Brown, JH. *Macroecology*. Chicago: Chicago University Press, 1995.

4 Jones CG, Ostfeld RS, Richard MP, Schauber EM, Wolff JO. Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk. *Science* 1998; 279: 1023-6.

5 Smith FA, Betancourt JL, Brown JH. Evolution of body size in the woodrat over the past 25 000 years of climate change. *Science* 1995; 270: 2012-14.

6 Green GM, Susmann RW. Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science* 1990; 248: 212-15.

7 Turner IM, Corlett RT. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol Evol* 1996; 11: 330-3.

第 2 章　生物地理学一史

历史提供时代的地理学（*History provides the geography of time*）

来自过去的教训

研究历史的最好理由之一是向它学习——不然它就仅仅成为一份枯燥的成就目录。因此，举例来说，思考为什么取得特殊的进展往往是可贵的。它是正视现在接受的宗教或科学的正统说法时的个人勇气的结果吗？它仅仅是资料积累的结果？或者它是某个研究领域中或邻近领域中新技术的发展给予的吗？但是历史的研究也给我们学习其他教训的机会——而这些教训的第一个是谦虚。我们必须留神，在考虑以前工作者的观念时，不要落入妄自尊大的陷阱，只是因为他们看不见我们现在看得如此清楚的“真理”，就以为他们在某一方面不如我们自己而忘掉他们。在研究他们的观念或建议时，人们马上领悟到，与我们现在能在今天的工作中看到的相比，他们智慧的敏锐毫不逊色。然而，与今天的科学家比较，知识缺乏和生活在无论明确还是含蓄地问一些问题都困难或不可能的世界里，妨碍了他们。

第一，知道和理解得比较少。当伊萨克·牛顿（Isaac Newton）写下他“站在巨人的肩膀上”时，他认识到他的工作建立在以前几代思想家的工作之上，并且拿他们的观点和概念作为他自己的基础。因此，在时间上我们回溯得越远，我们看到不得不从新开始的知识就越多，以前的观点或综合方面或者是一页空白，或者包含不多。

第二，我们必须非常了解，对于每一代工作者来说，一个人可能提出的理论的范围，过去受（并且现在还受！）当时的社会视为可以接受或值得尊重的科学的限制。对进化思想的态度（见第 17 页），或者对大陆漂移思想（下面叙述的）的态度，是 19 和 20 世纪这种限制的好例子。在我们的生物地理学历史的概观中，我们因此将看到人们就像我们大多数人一样，接受着他们那个时代流行的知识和宗教思想而成长，但是也有好奇心问他们周围自然界的问题。有时，他们能找到的仅有答案不合流行观念或者挑战流行观念，从而很自然地去寻找回避问题的方式。这些观念能够重新解释而避开问题吗？有什么办法、什么退路避开对别的每个人似乎还接受的东西的完全和直接的挑战和否定吗？

因此，任何科学家面对与当前的教条矛盾的结果或观念时的第一反应，或者是拒绝它们（“他的或我的方法必定有什么东西错了”），或者是把它们看做例外（“好的，那挺有趣，但它不是主流”）。如果新理论只解释现在接受的阐释中的一个难题，它的含义同时破坏能够满意地解释绝大部分现象的架构的其余部分，人们就必须对新理论留神。然而，有时这些难题和“例外”开始变得太众多、太各种各样，或者从科学的许多不同部分产生。那时科学家就可能认识到他的惟一出路是重新开始，从完全不同的一组假设开始，并且看它通向哪里。这样一个过程

是不容易的，因为它涉及完全撕碎人们以前想像的一切东西，并且完全重新通过努力取得资料。而且当然，你变得越年老，要这样做就越困难，因为你长久地使用比较老的观念，并且发表明确或含蓄接受比较老观念的研究。那就是为什么年老的工作者带头拒绝新观念，实在太经常了，因为他们把对老资格的受尊敬人物的攻击，看做如同对他们自己地位的攻击。有时，在这些新观念已被他们的年轻同事彻底证明和广泛使用之后，这些工作者也拒绝接受和使用新途径（见对板块构造学说的态度，第 26 页）。另一个问题是争论可能极端化，两个对立观点的支持者只关心努力证明反对者的观点是错误的、构建得差的和不真实的（见进化对绝灭，第 18 页；散布对分替，第 342 页；点断进化对渐进进化，第 146 页）。双方没有一方停下来考虑一下，明显矛盾的两个观点也许都对，并且论战应该代之以有关一个观点在什么时候、在什么环境下和在什么程度上是对的，而在什么时候代之以另一个观点更重要。

这一切对于生物地理学特别真实，因为它处在两个十分不同的科学——生物科学和地球科学的交汇点上，具有额外困难。这有两个有趣的结果：第一个是，不时地，在一个领域缺少进步阻碍了另一个领域。举例来说，稳定不变的地理学假设使得不可能了解过去的分布格局。虽然如此，它还是一个合理的假设，直到板块构造（“大陆漂移”）的接受，才提供了经历时间逐渐变化了的过去地理学的景象。但是注意到地球科学基本途径的这个重大变化分两个阶段到达，也是有趣的。

首先，问题被清楚地提出，并且给予了一个可能的解。那是在 1912 年，当德国气象学者阿尔弗雷德·韦格纳（Alfred Wegener，见后，第 22 页）指出地质和生物现象二者的许多格局与现代地理学不符合，但是如果假定大陆曾经一度彼此挨着，这些难题就消失了。这个解释并不使两个领域的任何一个的多数工作者信服，大都因为缺乏能引起大陆水平移动或者破裂的任何已知的机制。韦格纳本身不是地质学者而是大气物理学者的事实，不能够帮助他说服别人相信他的煞似有理的观点，因为地质学家（他们当然“最知道”）把他作为多事的业余爱好者打发掉是太容易了。大多数生物学家面对化石记录的不确定性，不喜欢同地质学家凑在一起。

第二个阶段在 20 世纪 60 年代才到来，那时来自海底扩张和古地磁的资料（见后，第 26 页）不仅为大陆移动提供了明了的证据，而且为它们提出了机制。只有在那时地质学者才接受世界历史的这个新观点，也只有在那时生物地理学者才有信心使用得到的连贯一致的古地理图系列，解释在移动的大陆上改变着的生物格局。

这个故事的寓意或许是，对于一个领域的工作者（生物学者）既可理解而又合理的东西，要等另一个领域的专家（在这里是地质学者）被新的观点折服，他们才感觉有信心用它们来解决自己的问题。这本身又导致生物地理学处在生物学和地质学之间的地位引起的第二个结果。那就是一个领域的工作者，在他们自己的工作的某一方面因缺少进步而受挫折时，不加批判和没有恰当了解就尝试接受似乎能为他们提供一种解决方法的另一个领域的新思想[1]。举例来说，在 20 世纪后半期，一些地质学者提出地球膨胀了，或者在亚洲和北美之间一度曾有一个独立的“太平洲”大陆。这些观点作为陆地脊椎动物分布问题的解答，受到一些生物学界的生物地理学者的欢迎，虽然它们没有得到地质资料的支持，不被地质学者接受。

这对我们今天全是重要的教训，因为如果相信今天生物地理学中使用的假设和方法在某一方面是最后的和“正确的”，它们决不会被否定或修正，那将是天真的。类似地，每个学生应

该认识到，今天教科学的那些人，当然受过训练来接受学科的当前图景，并且可能发现，对他们来说要接受它在方法论上的改变是困难的。我们为获得随年龄而来的经验付出的代价，是对我们的方法论和假设的正确性越来越相信！（在另一方面，有趣的是注意到物理学上的重大发现通常是在科学家的一生的早期依靠直觉的飞跃做出的，而在生物学上的重大发现更经常地较晚，在资料和知识积累之后才做出。）也值得注意的是，虚假的假设远比错误的推理危险，因为假设通常是不言明的，因此鉴定和纠正更加困难。

因此，有其虚假假设和错误理论的过去，仅仅是今天的一面远距离的镜子，警告我们在轮到我们时不要太相信我们目前的观点。举例来说，看看使用分子资料而非形态资料建立类元之间关系的新技术（见第14章），今后是否将被证明是像现在提议那样的万应灵丹，那是有趣的。新技术的限制和问题时常逐渐地才变得明显，有时在它引进之后就显现出来。

但是，当然，我们当中在自己的书，比方这本书里进行研究和发表观点的那些人，也有一种责任：使用他们的经验和判断，尝试在矛盾的观点之间选取，表明我们喜欢哪个和为什么。举例来说，本书中写有关几章的作者巴里·考克斯（Barry Cox），批评了（主要是）新西兰泛生物地理学者的一个学派的方法论（见第355页），和印度—西太平洋地区在海洋生物地理学中是一个新种起源中心的观点（见第319页）。但是当然，他可能是错的，有兴趣的学生应该围绕这个题目阅读，并且得出他自己的结论。毕竟在这个水平上学习一门科学的目的是学生发展他们自己的批判能力，不只是获得态度和意见。我们甚至在过去35年里看到，对新思想——岛屿生物地理学理论的态度变化十分可观（见后和第7章）。本书中有多少解释和假设在35年里将仍然显得有效呢？有必要尝试不断适应新观点，而非仅仅是死守像古代独碑似的久已接受的“真理”的一个部分，那也是科学的一部分的乐趣之一。

最后，本章题为“生物地理学一史”（*A* history of biogeography）而不是“生物地理学历史”（*The* history of biogeography），因为不可避免地，任何故事都是完全个人的选择和解释。篇幅有限，为了包括他或者她发现的特别有趣和重要的论著和文章，作者必须选择，并且省略许多另一位作者反之可能选取了的。另一位生物地理学者有不同兴趣和见解，可能会写一部不同的“历史”，丝毫不比这里提供的逊色。

生态的对历史的生物地理学与植物对动物

生物地理学最根本的分化是在生态和历史方面之间的分化。生态的生物地理学关心下列类型的问题：为什么一个物种在空间上被限制在它现在的分布区里呢？什么使得它能够在它现在生活的地方生活，而什么阻止它扩展进入其他区域呢？土壤、气候、纬度、地形和与其他生物的相互作用在限制它的分布上起什么作用呢？当人们走近大山或海滨，或者从一种环境去到另一种环境时所见到的物种替代，我们怎样解释呢？为什么热带拥有的物种多于比较冷的环境拥有的物种呢？什么控制着特定地区发现的多样性呢？因此，生态生物地理学考虑短期时间，考虑局部的、生境内的或大陆内的问题，并且主要考虑活的动物或者植物的物种或亚种。

另一方面，历史的生物地理学考虑不同的问题。类元是怎样最终被限制在它现今的分布区里的呢？在什么时候分布格局开始有它现在的边界，而地质或气候事件怎样实现那种分布呢？

物种的最近亲属是什么，并且在哪里找到它们呢？类群的历史怎样，而类群的早期成员生活在哪里呢？在隔离的广大地区诸如澳大利亚或马达加斯加，为什么动、植物是如此独特呢？为什么有些密切相关的物种被限制在同一地区，而在别的情况下它们被远远隔离呢？因此，历史生物地理学考虑长期的进化时期，考虑较大的、往往全球的区域，并考虑在物种水平以上的类元和绝灭的类元。

因为动物和植物的不同性质，用以研究和了解生态的和历史的生物地理学的方法，在这两个类群中不同。植物是不动的，因此它们的形式和生长就比动物更多地由环境的生态条件决定。因此，采集和保存植物并且注意它们生活地的土壤和气候，就远比动物容易。但是，植物的化石遗留不如动物的普遍，并且它们由于若干原因远更难以解释。存在的有花植物比存在的哺乳动物多许多——活着的植物大约 300 个科 12500 个属，与此相比活着的哺乳动物为 100 个科 1000 个属。还有，虽然有花植物的叶、木质茎、种子、果实和花粉粒可能保存，但是很少发现它们如此密切相关，以至人们不能够确定哪一种叶属于哪一种花粉等。最后有花植物的分类学以它们的花的特征为基础，而花是难得保存的。相反，哺乳动物的化石骨头往往作为完整的骨骼被发现，那就容易被定位到它们正确的科去，并且提供这些科在大陆之内和之间经历地质时间的进化和散布的详细记录。

由于所有这些原因，比较遥远的过去的生物地理学大体上是动物学者的领域，而植物科学家更关心生态生物地理学——虽然来自冰川时代和冰川后时代的化石花粉容易与现存的物种相对应，它们的研究在阐释历史以及这个最晚近的过去的生态学上是根本的（见第 10 章）。

在下述生物地理学的历史中，如果仅仅按着时间顺序详细叙述谁在什么时候发现了什么将是容易的。但是，如果代之依次以生物地理学的各要素为线索，跟踪人们为增进该领域的了解所做的不同贡献，并同时注意科学家们如何回应他们时代的问题和观点的经验教训，将更具指导意义。

生物地理学和创造

生物地理学作为西方科学的一部分，始于 18 世纪中期。在那时，大多数人主张逐字逐句地接受圣经上的话——地球和我们今天看到的所有生物，是在单独的一个系列事件中创造的。人们还认为这些是在几千年前发生的，并且上帝的行为总是完美的。跟着的必然结果是，被创造的动、植物是完美的，不变化（进化）和不绝灭，并且世界本身总是我们今天看到的那样。在那时和 20 世纪中期之间的生物地理学的历史，是关于那种局限的老话怎样被另一种认识逐渐取代的故事，这种认识是生命世界和它栖居的行星是不断变化的，由两个巨大的引擎驱动——生物学的进化引擎和地质学的板块构造引擎。

因此，当瑞典博物学者林奈（Linnaeus）在 1735 年开始命名和描述世界的动、植物时，他设想每个物种都属于上帝创造的一个不变的物种。但是他很快就发现，存在其特征不是像他指望的那样恒定不变的物种，那可能使他迷惑，但是他只能接受它。但是还同样存在问题，因为按照圣经，整个世界也曾一度被大洪水淹没，因此我们今天看到的所有动植物必定是从诺亚方舟的登陆点，据说是土耳其东部的亚拉腊山（Mont Ararat），扩散覆盖了世界的表面。林奈天真地提出，在不同高度发现的不同环境，从冻原到荒漠，随着洪水退却逐步露出的水平越来

越低的陆地，依次被来自方舟的动物拓殖。林奈记录了每个物种在什么类型的环境发现，而因此开始了我们现在叫的生态生物地理学。他也记录了每个物种在世界的什么地方发现，但是他没有把这些观察综合成有关不同大陆或地区的动物区系或植物区系集群的任何叙述。

法国博物学家乔治·布丰（Georges Buffon），是认识到世界的不同地区包含不同的生物集群的第一人。在他的多卷的《自然历史》（*Histoire Naturelle*）自1761年后出版的多个版本中，他识别了世界生物地理学的许多特征，并且提出了可能的解释[2]。他写道，北美洲的许多哺乳动物，诸如熊、鹿、松鼠、獾和鼹鼠，也曾见于欧亚，并且指出在气候比今天温暖得多时，它们只能通过阿拉斯加在两个大陆之间往来。他接受有些动物比如猛犸象已经绝灭了。布丰也承认南美洲的大多数的热带哺乳动物和非洲的十分不同。他接受全部物种原来都在东半球产生的说法，并提出两个大陆一度是相邻或者相接的，而那时不同的哺乳动物都可以选择它们发现最相宜的区域。只是后来海洋分隔了两个大陆和两个现在不同的动物区系，而其他一些差异可能是由于气候的作用。布丰也使用化石记录重建生命的历史，那分明已经延续了至少几万年，只是最后部分才表明了人类存在，并且包括了热带生物占据了现在的温带甚或亚北极区域的比较早的时期。

布丰强烈感觉人们必须受事实研究的指引，而这驱使他接受地理学、气候和甚至物种的性质不是固定的，倒是可变的这一观点，并且提出大陆可以侧向移动和海洋侵蚀大陆。那是在18世纪后期做的真正值得注意的和敢于幻想的推论。因此，布丰认识、评论和尝试解释了许多后来别的工作者不是忽视了，就是仅有记录而无评论的现象。他对亚欧、北美洲两个地区哺乳动物之间差异的观察，很快扩大到了陆地鸟类、爬行类、昆虫和植物，并且被称为布丰定律（Buffon's Law）。

今天生物的分布

由于18世纪探险家和博物学家越来越多地揭示了这个世界，他们也因此发现更大的生物多样性，扩大了生物地理学自身的眼界。举例来说，在1772—1775年的第二次环球航行中，英国航海家詹姆斯·库克（James Cook）船长，带领英国植物学者约瑟夫·班克斯（Joseph Banks）和德国人约翰·赖因霍尔德·福斯特（Johann Reinhold Forster），还有他的儿子格奥尔格·福斯特（Georg Forster），他采集了数千种植物，其中许多在科学上是新的。福斯特发现布丰定律适用于动物，同样适用于植物，并且也适用于世界上与其他地区被地理或气候的阻限分隔的任何地区[3]。他也认识到我们现在所称的多样性梯度（见第43页），靠近赤道有比较多的植物物种，而当人们走向两极就逐渐少了，并且正如我们将看到的那样，做了最早的岛屿生物地理学观察。

到了18世纪末，尽管生态生物地理学、植物地理区和岛屿生物地理学的概念已经全被认识，但是每个物种的性质或者世界的地理格局可能很少变化或者没有变化这种观点，仍旧被普遍接受。为了解释所有这些不同的植物区系怎样得以存在并在地球表面上广泛散布，那些早期博物学者因此仍旧奋斗着。也许最煞似有理的解释是德国植物学者卡尔·维尔德诺夫（Karl Willdenow）的，他在1792年提出，虽然只有过一次创造行动，但是它在许多地方同时发生。在每个区域，局部的植物区系能够通过撤退到高山上而在大洪水期幸存，当洪水退去时它又能够从那里向下扩散，在世界上拓殖自己。他的书也包括关于植物历史的一章，并且他注意到植

物生长的习性是与它的环境条件有关的。

不管这两位较早的植物学者的工作，通常承认德国人亚历山大·冯·洪堡（Alexander von Humboldt）是植物地理学的奠基人，可能因为他是一位更为多姿多彩和耀眼的人物。然而，福斯特和维尔德诺夫不仅先行于洪堡，而且对他的一生影响巨大。正是格奥尔格·福斯特鼓励洪堡成为一位探险家，而略微年长的维尔德诺夫介绍给他植物学，并成为他的终身朋友。洪堡因为他 1799—1804 年的南美洲考察成名，其间他登到钦波拉佐（Chimborazo）火山 5 800 m 以上——他保持了 30 年的一项世界登高纪录。他注意到生活在大山上的植物显示按照海拔高度的分带现象，很像福斯特描述的纬度变异。低海拔的植物是热带类型的，中海拔的植物是温带类型的，而最终植物的寒带类型见于最高海拔。（他用了术语“群丛 association”描述表征各个生物带的植物集群 assemblage。今天，它们更常称为“群系 formations”或“生物群落 biomes”。）洪堡相信世界分成许多个自然地区，各有它自己的独特的动植物集群，并且他是坚持即使是生物学观察也得包括详细的、准确的和精确记录的资料的第一人。他在 1805 年出书透彻解释了他的植物学观察，作为他在西半球的发现的 30 卷系列记载的一部分[4]。

洪堡的工作很快由日内瓦的植物学家奥古斯丁·德康多勒（Augustin de Candolle）推进了。以评述关于植物通过水、风或者动物的行动散布这一问题开始，他指出这将导致植物扩散，直到它们遇到海洋、沙漠或大山的障碍。认识到植物扩散的另一个限制因子是与它们竞争的其他植物的存在，德康多勒也是第一人。这些过程的结果将是出现这样的地区，虽然它们可能包含多种气候带和生态环境，但是彼此不同，因为它们含有限于那个区域的“特有的”（endemic）植物，他为此拟就这个新词，因此这些地区之间的区别就部分地取决于它们的历史。接着德康多勒界定了 20 个这样的地区，其中 18 个是大陆或者大陆的部分，2 个是岛屿组群[5]。他也注意到有些植物是明显的世界范围分布的，在欧洲和北美洲发现物种成对，并且某些类元在南、北两个温带地区被发现［我们现在叫做两极分布（bipolar distributions）］。最后，他认识到其他植物在彼此远隔的地方，比如南非和澳大利亚/塔斯马尼亚的山龙眼类，奇特地有“间断”（disjunct）分布。德康多勒也评论了福斯特对岛屿生物地理学的贡献。总而言之，他对 19 世纪早期的植物学做了巨大和多种多样的贡献。然而，他没有提供任何地图示明他的观点，并且植物学者在 19 世纪后期和甚至 20 世纪出版的地图，大多数依旧主要是“植被图”——植物与温度和气候的关系地图。因此，虽然丹麦植物学者约金·斯考乌（Joakim Schouw）是分类世界植物区系并且在地图上呈示结果的第一人[6]，但是这些地图主要是特殊类群植物的分布图，而不是地区植物区系图。格里斯巴赫（Grisebach）1866 年的比较详细的彩色地图相似地也是植被图。这些地图全部是主要涉及生态生物地理学而非生物分布的系统研究，那将需要一种历史解释。只有在生物学者相信进化真实后，他们才能开始把第四维——时间的影响整合进他们的见解中。

进化——一种无效而危险的思想！

在 18 世纪后期，关于生物学和地质学学科的主要工作，是在欧洲我们现在叫德国的地区进行的，但是 1789 年的法国革命导致法国科学的繁荣。在某种程度上，这是因为教会的权力与它对产生和接受新思想的保守影响被决定性地打破了。但是新政府也实行法国科学的完全重组，将

中心放在新的国家自然历史博物馆，并且国家慷慨支持，从而使它成为欧洲思想和争论的源泉。

这个新博物馆的受聘者之一是让-巴蒂斯特·拉马克（Jean-Baptiste Lamarck）。作为一个比较老的工作者，他被培养得相信物理学和生物学世界的每个方面都有某种基础的格局和结构——18世纪自然现象的许多调查者们共同的一种思想形式。认识“事物的等级（scale of beings）”因此应该是可能的，不同类群生物可以依照它们的组织的“完美”水平区分其高等和低等——当然，在所产生的结构顶端是人类！在1802年，拉马克提出“低等”生物也可能在较早时间找到，并且由于一种“生命改进自身的固有倾向”，它们也可以逐渐变化成“高等”种类。因此，毫无必要提出化石生物是实际上绝灭的，因为它们可能进化成了不同的并且也许仍然生活着的后裔。

所有这些受到博物馆中一位新的年轻的被任命者，伟大的乔治·居维叶（Georges Cuvier）的狂热反对，他建立了比较解剖学这门科学。居维叶使用科学的这门新分支，证明像欧洲和北美洲的猛犸象和南美洲的大地懒那样的巨大的化石哺乳动物，以及许多其他的、属于与今天的那些物种十分不同的物种，都是绝灭的。他也相信，他的详细的解剖学研究表明，甚至这些生物是彻底和稳定地适应了它们的环境的，因此它们的绝灭必定是由于它们的环境的一次突然的灾难性改变。因此，对居维叶来说，拉马克有关连续转化的学说是完全不能接受的，因为学说中生物是灵活的和可变的提议，与其自己的信条恰恰相反，对他认为生物是不可改变地适应它们的生存环境的信条提出挑战。因此居维叶反对拉马克和反对进化。

在一场争论中，如果你的对手的观点是由能力较差的另外某个人支持的，那总是比较方便的。在博物馆里，拉马克的思想是由另一位工作者若弗鲁瓦·圣提雷尔（Geoffroy St Hilaire）支持的。在1818—1828年期间，圣提雷尔提出，像鱼和头足类（章鱼、鱿鱼等）那样大不相同的动物之间的进化同源和联系，但是他的思想受到其他动物学者的嘲笑。相似地，他假定的化石进化序列，把它们按一种与它们在当中被发现的岩石的序列相反的次序安置。因此，居维叶对圣提雷尔进行毁灭性攻击是容易的，并且这也有使人怀疑拉马克和整个进化思想的作用。在英国，有关进化的状况在1844年进一步受到损害，那时苏格兰的报纸撰稿人罗伯特·钱伯斯（Robert Chambers）出版了一本书《造物的自然历史遗迹》（*Vestiges of the Natural History of Creation*），内含惊人的无知的观点。例如，他提出早期化石鱼类的骨甲和节肢动物（龙虾、螃蟹、昆虫等）的外骨骼是可比较的，因而鱼可能从它们进化来。那时发掘到的逐渐比较详细的化石记录，在时间上回溯，也没有对主要的生物类群集中朝向一个共同的古老祖先给予任何暗示或明示。像圣提雷尔和钱伯斯之类人支持进化的思想，不幸地被给予和科学极端主义相关的印象。并且这时，拉马克对进化的解释也由于一种“内在倾向”而似乎极端老式。

当地质学者罗伯特·詹姆森（Robert Jameson）1813年把居维叶的思想翻译成英文时，他加上了注释，提出居维叶的大陆范围的最晚的灾变可以解释作圣经的洪水。但是居维叶本人和在大革命后的法国工作着的其他科学家，接受了科学和宗教不应该干涉彼此的事务。事情在英国非常不同，在那里，英国教会已经紧密地整合在等级制度依旧的权力结构中，并且阻止非耶稣教徒进入大学（因而进入各种行业）。因此，国家当局（君主政体、贵族政府和富裕的地主）和教会当局（主教和安逸的牧师）感觉他们自己受到了法国新型社会秩序的威胁，他们视之为鼓励一种兴起中的无神论、共和主义和革命的浪潮。在18世纪前半期，受拿破仑战争结束造成的失业刺激，并且受把人们逐出土地、驱入过度拥挤的城市的工业革命刺激，英国的社

会正经历着根本变化。在这个矛盾中，进化的新思想成为一种武器，被兴起的中产阶级用来力图争得进入大学和获得职业和安全。而为了保卫他们自己的地位，当局回应以把进化描绘成无神论甚或异教邪说。

达尔文登场

这样，在19世纪早期，进化被看做与对社会结构危险的无政府主义道路联系的，有点不体面的思想。因此，当年轻的查理·达尔文（Charles Darwin）尝试解释生物的格局时，开始怀疑只能诉诸进化来解释发现的问题，他发表他的思想是警惕的、守口如瓶的和勉强的，这就毫不奇怪了。他是一个相当富裕的乡村医生的儿子，他的祖父是一位相信进化的无神论者——因此他的家庭不是确切的主流家庭。作为剑桥的大学生，他对地质学和自然历史感兴趣，并且在1831年应邀成为政府的小猎兔犬号调查船的一员，作为船长的伙伴也作为一位博物学者，进行南美洲海岸调查的6年航行[7]。这次漫长航行中的好些经历，导致他怀疑进化的思想是否终究不可能包含某种真理。在离南美洲约960km（600海里）的太平洋中的加拉帕戈斯群岛上，不同的鸟类很适应取食不同的食物。有些有厚重的喙，用它们咬开坚果或者种子；有些喙比较小，以浆果和花为食；其他喙细而纤巧，以昆虫为食。在大陆上，这些不同的生态位是由不同的、无关类型的鸟类占据，诸如鹦鹉（巨嘴鸟）、鹦鹉和食虫的鹪科鸟类。值得注意的事实是，在加拉帕戈斯群岛上，这些多种多样的生态位是由一个类型鸟类——莺雀的不同物种充填。莺雀看来很像能够在其他大陆鸟类之先拓殖加拉帕戈斯群岛，而其时没有后者的竞争，莺雀能够适应它们正常是不利用的食物和生活方式。然而，这个合逻辑的解释直接违反流行的特征固定的观点。同等烦扰人的是达尔文在南美洲发现的化石。化石中的树懒、犰狳和美洲驼（家养羊驼的野生祖先）都比现生的种类大，但同时又与其非常类似。再者，现生的物种传衍自化石物种是一种直截了当的解释，但是与每个物种都是固定不变的创造产物并同任何其他物种没有血缘关系的见解相矛盾。

如同上面说明，达尔文不是提出生物因进化变化而彼此有关的第一人。他的伟大创新是推演一种它可以发生的机制。他在1859年出版的解释[8]很快被接受，并且现在是生物学科学的基本哲学的一部分。达尔文认识到，任何一对动物或者植物所产生的后裔，远比单纯替代那一对所需的要多，因此，在后裔中必定存在竞争。还有，这些后裔不是彼此同一的，倒是在它们的表征上稍微不同。不可避免地，这些变异有的将证明比别的更好地适合该生物的生活模式，然后有这些有利表征的后裔将在生存竞争中有天然的好处，并且倾向于以它们不那么幸运的亲属为代价存活，到它们存活和最终婚配时，这个自然选择过程将导致这些有利表征存留，进入下一代。（与此有关的方式在第6章中更为详细。）

世界地图：动、植物的生物地理区

由于达尔文，于是驱动生物学现象的生物学方面的引擎终于被理解和接受了。它的机制（遗传学）尚未验明，而地质学引擎的机制被发现还要一个世纪。不过现在清楚了，分隔的大

陆的动物区系和植物区系之间的某些不同，可能是它们有分别的进化历史造成的。德国的植物学者阿道夫·恩格勒（Adolf Engler）最先（在1879年）做了一幅详细的和综合的世界地图（图2.1），表示不同地区的植物区系的分布界限[9]——虽然他的地图也在他的每个主要区域中表示不同类型的植被。他识别了世界上四个主要植物区系区或“界”，并且试图追寻各个地区的历史到我们现在所称的第三纪中新世，约2500万年前（图8.1）。他也注意到在每个界中有些植物科或者属是特征的或优势的。撇开比较细微的修正[10-12]，今天接受的植物区系系统（图2.2a）和恩格勒的是很相似的，还没有人提供任何系统的比较和这些不同界中植物区系组成的对比[13]。一个单独植物区系的残余分散在世界极南部的岛屿和陆地上，恩格勒称之为“古大洋洲”植物区系，在这个识别上他的洞察力令人惊讶。（大陆移动和分裂终于解释了这个令人惊奇的分布格局，但他的观点是在接受这一解释80多年之前了。）

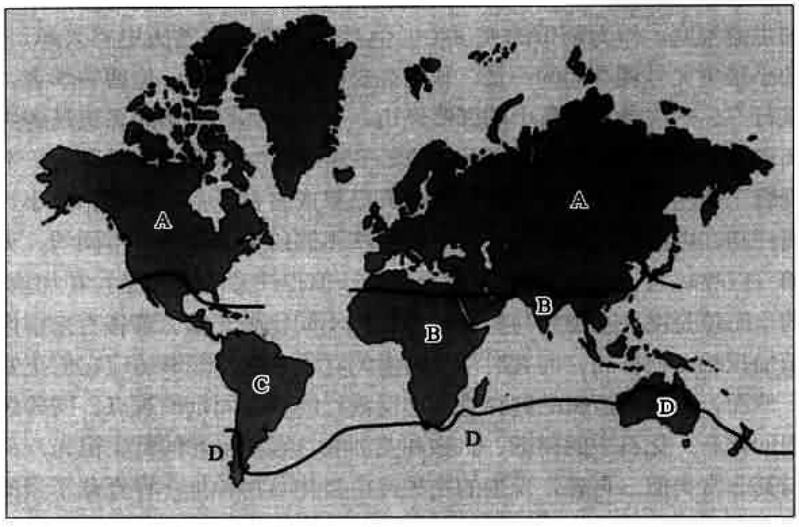
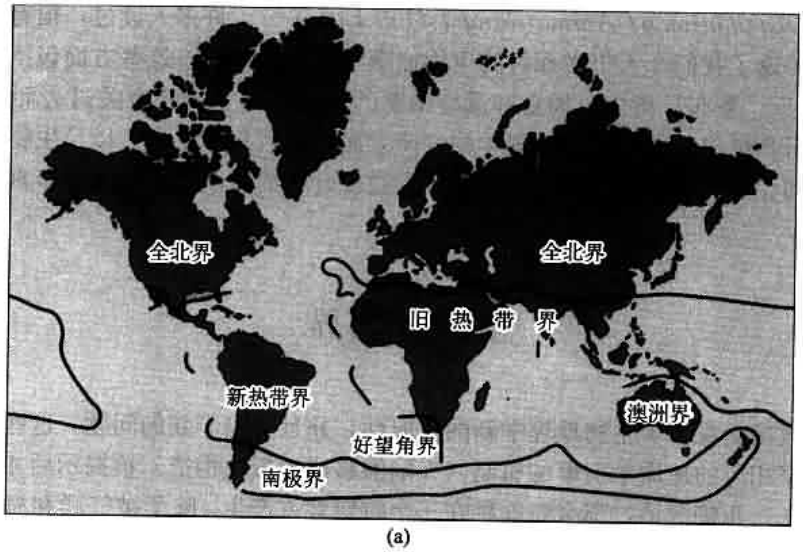


图2.1 依照恩格勒[9]，世界的植物地理界。A. 北方热带外界；B. 旧热带界，从非洲延伸到印度尼西亚；C. 南美洲界；D. 古大洋洲界，从智利海岸通过非洲最南部、南大西洋和印度洋的岛屿，延伸到澳大利亚和新西兰的部分。

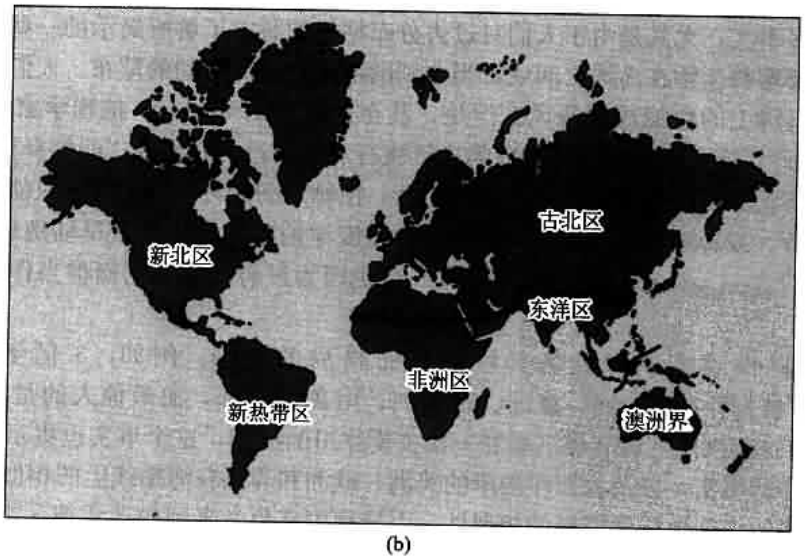
动物地理学也在19世纪早期以后发展着，但是重点不同。因为像鸟类和哺乳类这样的优势类群是温血的，所以它们大抵与周围环境条件绝缘，并且往往见于很多样的环境。因此，它们不像植物，并不呈示与局部生态学密切相关。甚至早期的动物地理学者诸如Prichard在1824年[14]和Swainson在1844年[15]，也因此不关心世界水平的分布，只是识别了与大洲对应的六个区。而这首先由英国鸟类学者菲利普·斯克莱特（Philip Sclater）在1858年正式提出[16]，他在鸟类最成功的类群雀形目的分布基础上做出他的系统。他认为，所有物种都在它们今天见到的区域内产生，因此不同的地方鸟类区系的比较可以鉴定哪里是产生中心。（他甚至以为这些可以揭示人类的不同种族在哪里产生。）如同在那时是正常的方式那样，他给予他鉴定的6个大陆区域经典名称，但是，他虽然列出或描述了每个地区包含的区域，但是他没有画任何地图来表明他的观点。

斯克莱特的方案，包括他的名称，被无疑是19世纪最伟大的动物学者的艾尔弗雷德·拉

塞尔·华莱士（Alfred Russel Wallace）接受。他在东印度（印度尼西亚）以采集鸟皮、蝴蝶和甲虫卖给博物学者为生。如同达尔文的情况，他的旅行和采集导致他对它们的分布格局感兴趣，并且他扩大了斯克莱特的系统，包括了哺乳动物和其他脊椎动物（图 2.2b）。由于动物地理学区域之间存在像海洋、沙漠和大山那样的阻限，相邻地区的动物区系之间有显著重叠的惟一区域，恰恰是华莱士工作的地方——亚洲和澳大利亚之间的印度尼西亚群岛链。华莱士被出乎意料地突然的南北分界线所吸引，它把东洋动物区系有压倒之势的西边岛屿，与澳洲动物区系有同等压倒之势的东边岛屿分开。他的地图和以他的名字命名的那条“线”此后大体被动物地理学者接受（图 9.10）。



(a)



(b)

图 2.2 （a）植物区系的界，依照 Good[11] 和 Takhtajan[12]；（b）动物地理学的区，依照 Sclater[16] 和 Wallace[18]。（自 Cox [13]）

华莱士被广泛牢记，更多不是作为动物地理学者，而是作为独立于达尔文推演出通过自然选择的进化机制者。其实，他刺激了达尔文，在对英国社会吵吵闹闹反进化的人们可能敌意地对待的担心折磨了他多年之后，完成和出版了他的著作。自然选择的思想最后由达尔文和华莱士两人的短文宣布，短文在1858年6月30日伦敦林奈学会的一次会议上宣读。有趣的是注意到两位作者的情况，都是通过对单独物种的分布格局的观察引导他们考虑进化的可能性。（在华莱士的情况下，密切有关的物种往往在地理上也彼此相近这一观察结果可能尤其重要。）但是，在许多方面华莱士作为一位深刻的思想家和对动物地理学基本原理做出贡献，有权要求更大名望。他的书《马来群岛，动物和岛屿生物的地理分布》（*The Malay Archipelago*，*The Geographical Distribution of Animals and Island Life*）[17-19]许多人读过，很有影响，并且华莱士鉴别或者评论了我们今天仍在探讨的生物地理学的许多方面。这些方面包括气候（尤其最近的变化）、绝灭、散布、竞争、捕食和适应辐射的作用；需要知晓有关过去而且有关现在的动物区系、化石和地层；岛屿生物地理学的许多方面（见后和第7章）以及生物的分布可以指示在仍然存在的、甚或现已消失的陆地连接处上过去迁移的可能性。他和布丰真正是发展动物地理学的巨人。

说服世界

进化最终被接受赋予了生物地理学新的重要性，并且提出了新的问题，这些问题存留了一个世纪多，直至相应的地质学引擎的机制（大陆漂移或者板块构造）被揭示后才阐明。如果达尔文（和华莱士）正确的话，那么新物种在一个特定地方产生，除了被气候和海平面比较细小的变化改变的地方外，并且从那里散布到我们今天见到的地理格局上。但是，对于解释世界生物地理学的许多事实，尤其是由于人们对过去分布格局的日益了解所揭示的一些事实，这是不充分的。如果要解释生物在岛屿之间或者当今别的隔离的地方之间的散布，人们也许能诉诸漂浮的植被岛、鸟脚上的烂泥或者暴风。但是，甚至达尔文的老朋友，植物学家约瑟夫·胡克（Joseph Hooker），他在南半球大陆和岛屿广泛旅行和采集过，也发现这些解释很不令人信服。一群人反之相信，分隔的南半球大陆和印度的动、植物之间的许多相似性，只能由它们曾一度通过狭窄的陆桥、或者通过跨越现在的大西洋和印度洋的较宽的一片干旱陆地相连接来解释，胡克也成为他们之一。但是甚至到19世纪末，这也因为没有地质证据而被当作异想天开的解释不被认同。

历史也在提供越来越多莫名其妙的分布格局的例子。例如，3亿年前舌叶蕨属（*Glossopteris*）植物存在于非洲、澳洲、南极洲、南美洲南部，而最惊人的是亦存在于印度（图2.3）。所有这些区域都含有煤沉积和一次主要冰川的痕迹，这个事实也提示它们之间在那时的联系。这样的事实，以及大西洋两岸的美洲、欧洲和非洲在海岸线上的相似性，岩石性质和沿这些海岸线的详细地层学资料的相似性，引导德国气象学者阿尔弗雷德·韦格纳（Alfred Wegener）在1912年提出他的大陆漂移理论并于1915年出版专著[20]。韦格纳提出，今天的全部大陆原来是一个单独的超级大陆联合古陆（Pangaea）的一部分（图2.4）。但是如同本章开头提及，在没有可以分裂和移动整个大陆的已知机制的情况下，地质学者和生物学者都不接受

他的学说。相反，他们被迫回到逐渐无可救药地捍卫散布作为分布格局的惟一可能的解释。

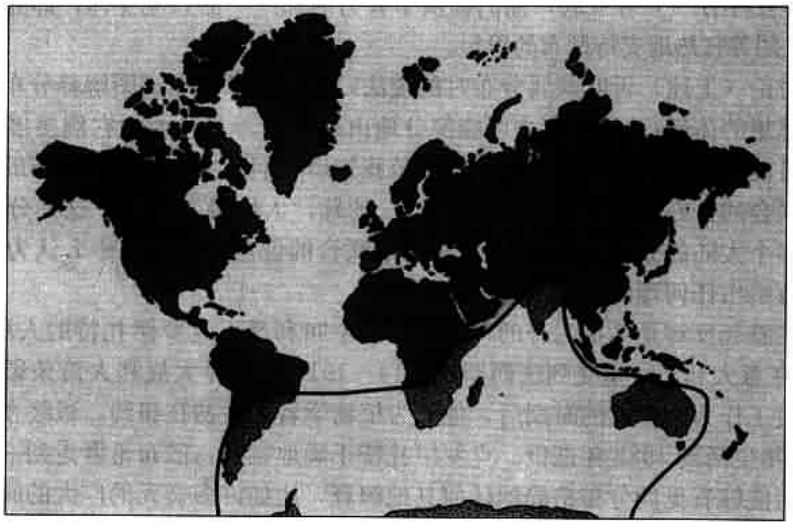


图 2.3　舌叶蕨属（*Glossopteris*）植物群的分布（黑点区域）

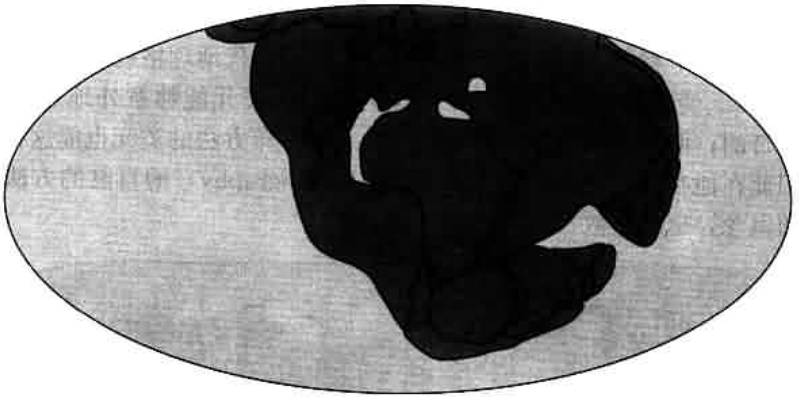


图 2.4　按照韦格纳的学说，今天的陆块原来是怎样连在一起，形成一个单独的超级大陆联合古陆的。

对植物学者利昂·克罗伊扎特（Leon Croizat，见后）所说的动物地理学家纽约学派（New York School of Zoogeographers'）来说，这特别正确。该学派是一群脊椎动物学者，由沃尔特·马修（Walter Matthew）创立。马修在他 1915 年的论文《气候和进化》（*Climate and evolution*）[21]中提出，如果不同的哺乳动物类群都在北半球的挑战性环境中起源，那么所有哺乳动物的分布格局就都能解释了。它们从那里穿过亚洲和美洲之间的间歇性开放的白令陆桥散布，向南到南半球的好几个大陆。后来学派中最有影响的成员大概是乔治·辛普森（George Simpson），他不仅写了关于哺乳动物古生物学和生物地理学的许多文章[22]，还有若干本关于进化论的书。他毫不怀疑哺乳动物的分布格局不诉诸大陆漂移也完全能很好地解释。（这大体是对的，因为活着的各科哺乳动物的辐射发生在联合古陆破裂以后，只有有袋类而不是有胎盘类存在于澳洲提出了问题。）和其他作者诸如爬虫学者卡尔·施密特（Karl Schmidt）、研究淡水鱼类的乔治·迈尔斯（George

Myers）和动物地理学者菲利普·达林顿（Philip Darlington，他在1957年写了一本专业的和有影响的动物地理学教科书[23]）等一起，他们提供了有力的和统一的意见主体，即完全反对大陆漂移的思想，并且同等狂热地支持散布的思想。

达林顿在讨论（上述）舌叶蕨属分布时的说法，是这些学者在试图解释分布事实时逼出来的某种极端的思想的体现："这些植物可能部分地由风散布，并且因为它们屡屡与冰川作用相联系，它们也可能由浮动的冰携带。我不能假装我知道它们真实是怎样地散布的，但是它们的分布不是陆地联合的良好证据"[24]（第176页）。的确，人们可以认为，这种分散到被几千英里海洋分隔的多个大陆的分布（图2.3），是陆地联合的证据，但是为什么认为它不是良好证据，达林顿没有给出任何理由。

这样的态度惹起反对是不足为奇的，而这在一个叫利昂·克罗伊扎特的人那里溢于言表。1894年他出生在意大利，一生受到法西斯、1914—1918年世界大战和大萧条影响的磨难。在纽约和巴黎度过了作为艺术家的时期后，他成为植物学者，最初在纽约，最终在委内瑞拉，在那里他从1947年生活到1982年逝世。克罗伊扎特正确地觉得，散布论者走到一个极端，拒绝接受对人们今天能够看见的分布格局的任何其他解释，比如许多类元的广大的间断分布，尤其在太平洋和印度洋中。他积聚了一大堆分布资料，把每个生物地理格局表示为一条联系它的已知分布区域的"线"或者"轨迹"（track），从而发现属于各种各样的生物的许多类元的轨迹，能够结合形成连接世界不同地区的概括轨迹（generalized track）。要是如同其他生物学者相信的那样，这些生物在一个有限区域进化，并从那里散布到现代地理格局上，那就与这些概括轨迹（图2.5）不符了。克罗伊扎特感觉，要是任何单独的类元能够意外地成功穿越当间的间隔，那是令人惊奇的；而如果有很多具有不同的生态和分布方法的类元也能这样做，那就更不可相信了。他因此在他叫做"泛生物地理学"（panbiogeography）的自己的方法中，既否定在有限区域起源的概念，也否定散布的概念。

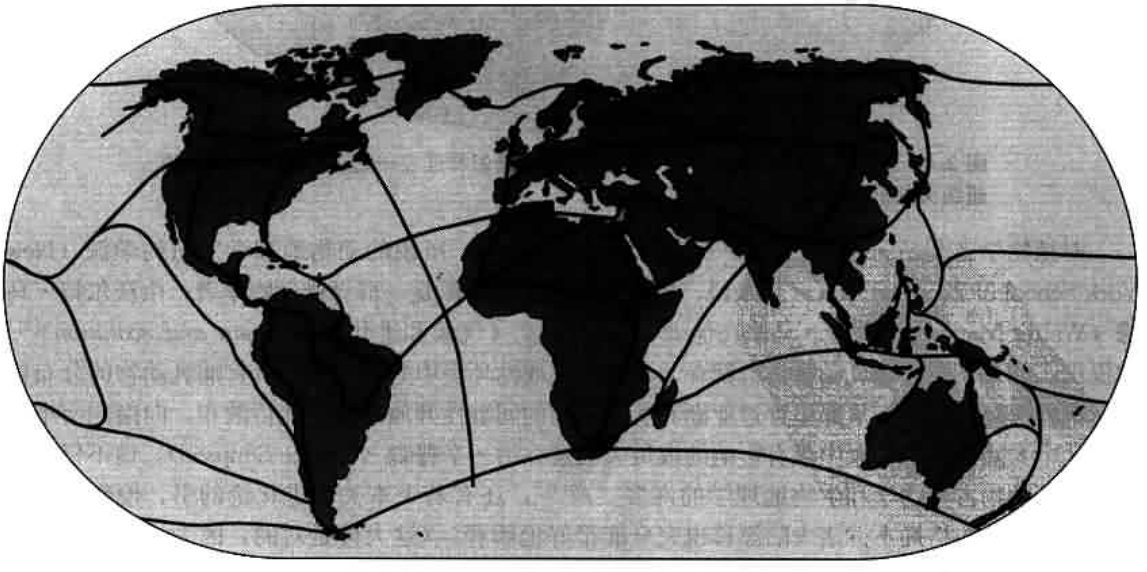


图2.5 克罗伊扎特的概括轨迹

相反，克罗伊扎特相信，有机体总是占据我们现在看见它们的区域，以及当间的区域，并且它们通过在连续的陆地上缓慢传播拓殖了所有这些区域。因此，像夏威夷群岛那样的隔离岛屿链的植物区系，或者沿南北美洲的太平洋沿岸岛屿的分散的植物分布格局，都是因为陆地一度与所有这些区域相连，或者因为含有那些植物的岛屿的移动与大陆并合而产生。克罗伊扎特相信，今天的类元的分布格局内存在的任何阻限，诸如高山或海洋，都出现在格局已经存在之后，因此这些类元从无必要穿越阻限。在这个方面，克罗伊扎特建立的理论预示了板块构造将对生物的扩散提供地质学支持的方式。

克罗伊扎特在 20 世纪 50 和 60 年代发表了他的观点，他的主要表述是他 1958 年的书《泛生物地理学》（*Panbiogeography*）[25]——但是对他的工作很少给予注意。这部分是由于“纽约学派”的统治以及它接受散布论，但是也因为克罗伊扎特本身工作中的一些弱点。他集中在现生生物的分布格局，藐视化石记录的意义，并且很少注意地理的或气候变化的影响。此外，因为现代地理学的稳定性的思想似乎成功地废弃了韦格纳的异端，克罗伊扎特的岛屿移动的理论，或者陆地大块伸展进入太平洋和大西洋的理论，把他自己抛入了那同一个泥潭，多事的业余爱好者的泥潭。甚至在板块构造理论已经被很好证明和广泛接受之后，克罗伊扎特还拒绝接受它，并且从未把它整合进他的方法论中。最后，否定了方便地使用散布作为穿越阻限的格局的每一个例子的解释后，克罗伊扎特走向了另一个极端，完全否定任何形态或形式的散布——尽管他在描述一个类元的分布格局时，混乱地在不同的意义上使用“散布”（dispersal）这个词。

有讽刺性的是，克罗伊扎特的某些洞察力和方法也正是在纽约开始被认知的，新的一代生物地理学者在那里崛起了，他们不是在老的“纽约学派”的影响下成长。克罗伊扎特认为，在许多情况下，物种形成发生在类元的现存分布区域内阻限出现之后——一个从此称为“分替”（vicariance）的概念，在这方面他是正确的，并且走在他那个时代的前头了。他画轨迹来联系类元处在其内的不同区域的技术，既在建立一系列不同年代的轨迹来解释一个区域的历史生物地理学上，也在分析一个类元内的物种的传播的格局上，被发现是有用的。这些技术正如泛生物地理学的其他比较新近的发展那样，将在第 15 章中说明，而泛生物地理学派的整个历史和发展新近被批判地评论[26]，有一位泛生物地理学者答辩[27]。

现代历史生物地理学的来源

然后，本部分是生物学科学上达尔文革命以后 100 年，20 世纪中期的情况。那次革命含蓄地提示了生物地理学的每一个单位都可能是经历时间变化和多样化了，而化石记录的发现在许多情况下证明了这些变化。但是，只要地球的地理学还认为是稳定不变的，至少在解释一些间断分布格局上是问题依旧。这些问题有的可以通过绝灭的格局来解释，例如，驼科动物和貘的化石都存在于北美洲和亚洲表明，这些类群今天在南美洲和东南亚的间断分布不必由这些类群的早期成员乘上漂筏横渡太平洋的某种理论来解释。但是在另一方面，由古代的舌叶蕨属植物群表明的分布格局，或者今天南极洲植物区系界的分布格局，依旧提供了一个主要谜团。生物怎样能够穿越海洋散布来到这些分散的地点了呢？

直到 20 世纪 60 年代，新的发现才为韦格纳昭雪，并且解释了大陆怎样能够破裂和移动。

第一个突破来自技术的发明，利用许多岩石中磁化颗粒的存在，追踪岩石的移动和岩石所处的陆块的移动。显然，如果大陆从未移动，那么这些“化石罗盘”应该全都指向现在的磁极——但它们不是[28]。代之是，如果研究来自一个大陆不同年代的一系列岩石，并且将这些不同时间里磁极的位置一一标绘在一幅地图上，那看起来就像磁极在逐渐沿地球表面移动（图 2.6）。（事实上，如同我们将看见的那样，相反是大陆沿磁极移动。）而且，如果为今天的每个大陆建立相似的磁极游移途径，它们同样表明它们曾彼此相对移动。最后，如果我们把这些标绘到一个地球仪上，并且将大陆循着它们历时经过的途径移回去，我们发现它们逐渐一起拼成一个与韦格纳 1912 年提出的格局十分相似的格局。正如他指出的那样，关于大陆位置的其他证据，可以从大陆内岩石建造的类型（例如荒漠砂岩和冰川沉积等）取得。

“古地磁”研究提出的大陆运动格局，得到海底研究的支持和肯定。这一研究揭示了一个巨大的海下火山山系，还有一个环绕太平洋边缘的深海槽或者“海沟”（trenches）系统。在 1960 年，美国地球物理学者哈里·赫斯（Harry Hess）[29]提出火山链是“扩张海岭”（spreading ridges），新的海底在那里随着两侧地区移开而形成；相反，海沟是老的海底消耗了、向下消失在地球之中的地方。他提出理论，认为所有这些活动都是巨大的对流把加热的物质从地球炽热的内部带到表面而造成的。扩张海岭标志着这些上升流到达表面的地区，而海沟表示对应的下降流把冷却的物质带回到被称为“消减带”（subduction zones）的深部。在大洋内扩张海岭所在的地方，它们的活动将引起大陆因所谓“海底扩张”移开，并最终可以造成它们相互碰撞。有时，海岭在大陆下面扩张，那样它的活动将造成大陆的处在海岭两侧的那些地区逐渐裂开（图 2.7）。随着这些地区移动开来，它们被一个扩大中的新海洋分隔，海底相似地向一侧或另一侧扩张，离开循着新的海洋中央走向的扩张海岭。作为这全部的结果，地球的表面由许多称为“板块”的区域占据，板块可能含有大陆的和海洋的一部分，或者可能仅由海底组成（图 2.8）。地球构造的这一新的解释的证据是不可抗拒地令人心服，因此它在 20 世纪 60 年代很快获得生物地理学者的普遍接受。（有的老生物地理学者坚持反对它，也许不令人奇怪。例如菲利普·达林顿[24]否定南方大陆全面联合成冈瓦纳的思想，因为他觉得，在二叠纪－石炭纪时冰盖大量覆盖那个超级大陆，但这样一种地理学说没有为冰盖的发生提供毗邻的足够的水。）

现在，生物地理学者终于获得了数百万年期间世界地理学的一组连贯的、越来越详细的图画了。现在他们可以开始分析在那个期间变化着的活的有机体的分布格局，发现了在今天的世界看见的生物地理学的格局的历史根源。这样的结果在第 8 和 9 章里评述。有些生物地理学者对比较近的过去特别有兴趣，部分因为它包括了我们自身这个物种的起源和扩散。然而，这个时期需要十分不同的考察技术，因为它包括了冰川时代以及它对气候和海平面的大的振荡作用。最后，他们发现气候变化的一般格局的最可靠证据，可以从深海底的沉积岩芯中的植物微化石的化石脉络的氧同位素的研究中推演。美国人塞萨尔·埃米利亚尼（Cesare Emiliani）最先在 1958 年提供了过去 70 万年的可靠的温度曲线。但是，为了使这些普遍变化与陆地上比较局部的气候变化联系起来，生物学者不得不转向化石孢粉，在 20 世纪初期由瑞典学者冯·波斯特（von Post）创始的一种技术。不同物种的植物的孢粉往往容易识别，并且在泥炭土和湖泊沉积中找到的沉积物里保存得很好，因此这些沉积物的研究清楚表明那些区域的植被怎样逐渐变化。所有这些研究结果和它们与有关我们人类物种自身和文明起源的牵连在第 11 和 12 章叙述。

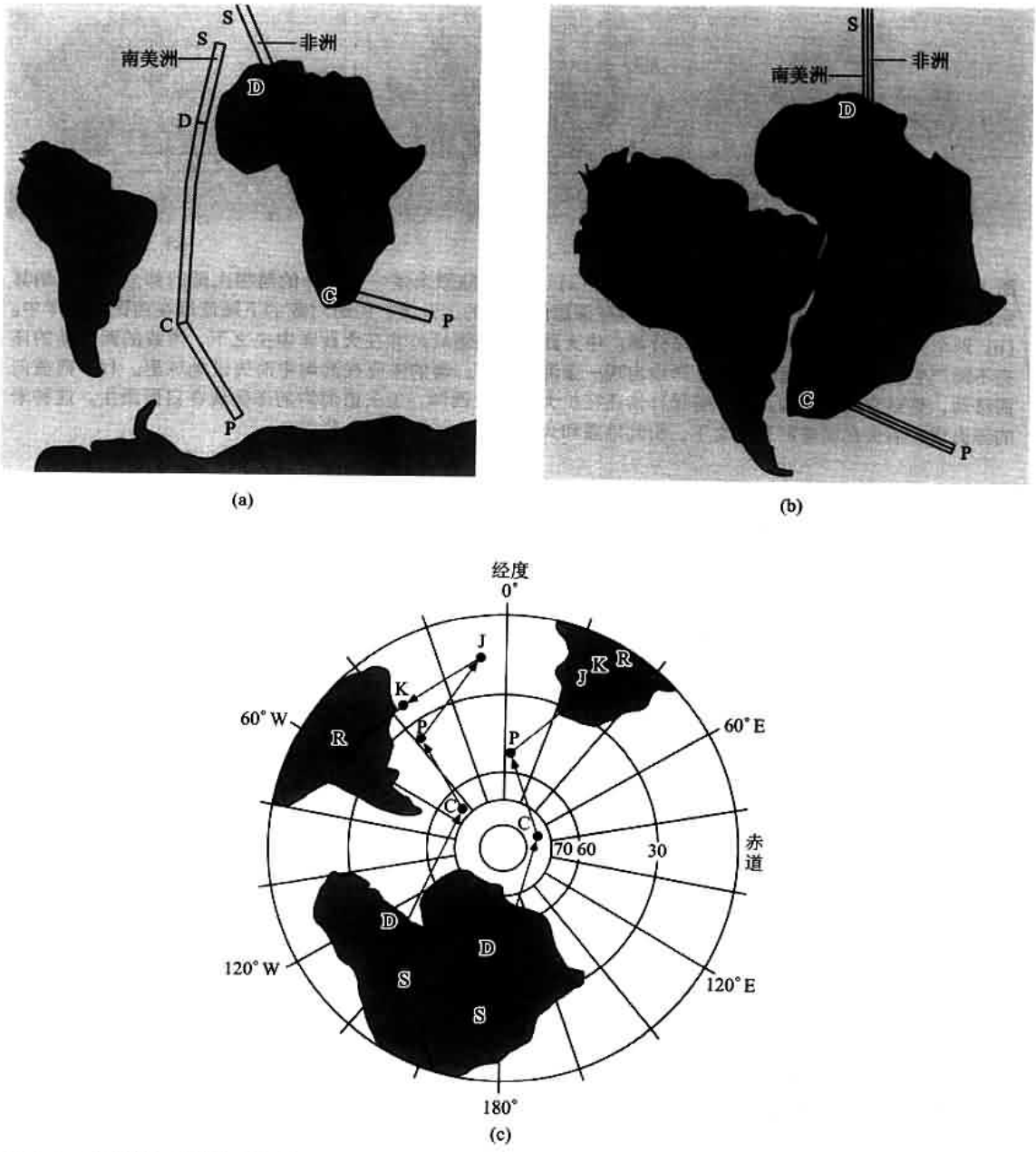


图 2.6 南美洲和非洲的磁极游移格局，图解概念。(a) 显示志留纪 (S)、泥盆纪 (D)、石炭纪 (C) 和二叠纪 (P)，南磁极相对于在现今位置的非洲和南美洲大陆的位置（关于这些地质时期参见图 8.1)；(b) 大陆移到一块，直到它们的磁极游移格局重叠，证明它们在这个时期作为单独的陆块移动；(c) 古地磁数据提示，两个大陆如同这里所示那样横越南磁极移动，它们的路径仅在侏罗纪后彼此分开，由于扩大着的南大西洋分隔它们，所以在白垩纪到达 K 位置，今天到达 R 位置。

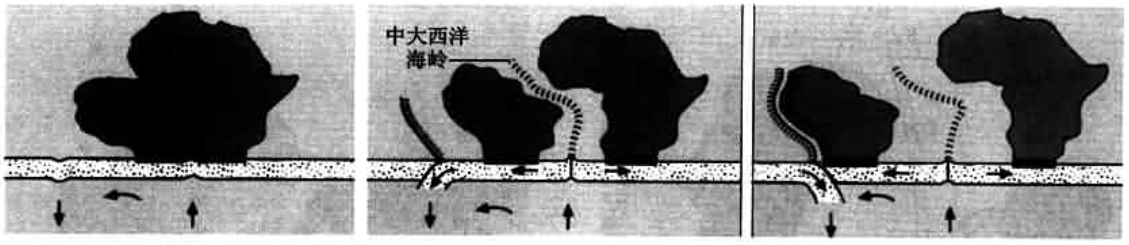


图 2.7 南美洲和非洲怎样和为什么漂移开。(a) 两个大陆原来是一个单一的超级大陆的部分（冈瓦纳其余部分未示）。在两个大陆下出现了来自地球深层的对流的上升流，同时对应的下降流远在西面太平洋中。(b) 两个大陆移开，被新的南大西洋分隔。中大西洋扩张海岭延伸在大西洋中央之下，海岭的两侧新的洋壳不断产生。这个延伸运动由太平洋中出现一条海沟平衡，老的洋壳在海沟中消失进地球里。(c) 南美向西移动，直到它毗邻海沟。为了继续补偿还在扩大的南大西洋，消失进海沟的洋壳现在自西派生。这种老的洋壳现在消失在南美洲西部之下，引起地震和火山性的安第斯山的上升。

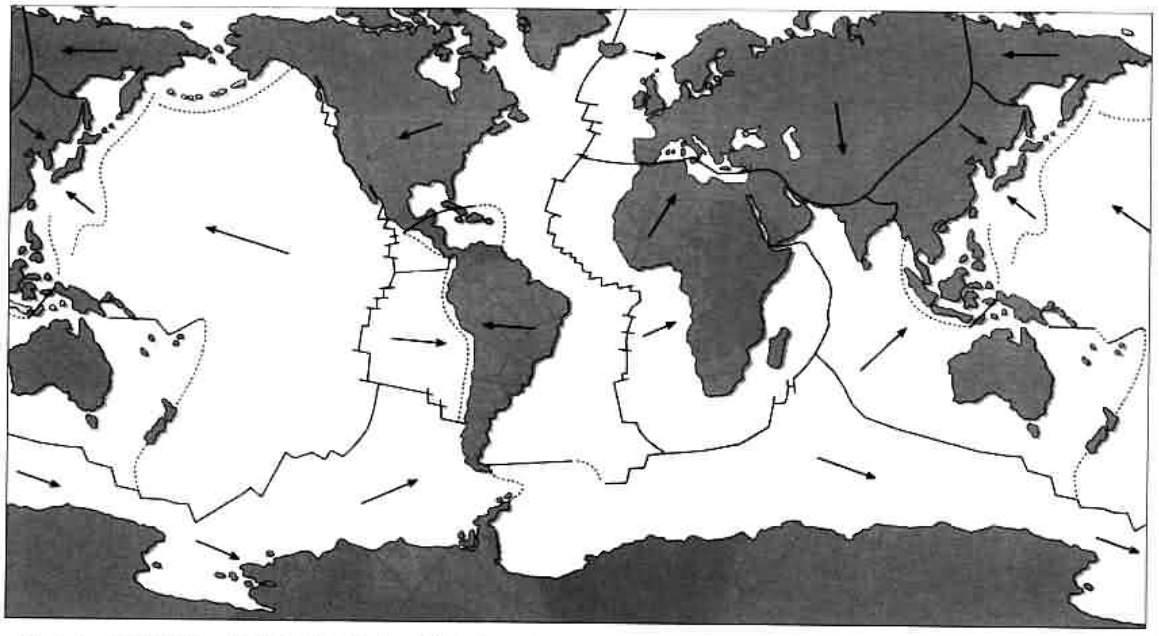


图 2.8 主要板块。海洋内的实线表示扩张海岭的位置，虚线表示海沟的位置；大陆内的实线表示不同板块的分野；箭头表示板块移动的方向和相称的速度。南极洲板块在按顺时针方向旋转。

生物地理学者现在拥有多种工具，他们认为利用这些工具将使分别构建出气候和地理格局一方与生命格局一方之间的满意相关成为可能。但是这仍然是令人失望地难以达到，因为不同的分类学者就涉及的生物的分类（和因此进化的格局）有不同的意见。后来，两个创新改变了这个生物学问题。一个叫做支序学（或分支学 cladistics，见专栏 14.1），它为分析一个类群的不同成员之间的进化关系的格局提供了一种严谨的方法论。然而，只要在这种评估中使用的性状是形态学性状，问题就仍然存在，因为这样的表征可能表示趋同或平行进化，或者可能因为

功能或发育的原因彼此相依。另外，在最近十年，这个问题由于分子系统学的发展而减轻了，分子系统学使用比较抽象的和根本的有机体表征，它们基于有机体的 DNA 和蛋白质的精细分子组成（见第 14 章）。这两个进步使得我们建立生物学关系的方法有重大改进，并且使得我们在所有水平上革命性地了解生物地理学。

生态生物地理学的发展

正如我们已经看到的那样，生态生物地理学以一些人的简单观察开始，诸如林奈，他记录了每种植物在什么类型的环境中被发现，而福斯特认识到多样性的纬度梯度，后来与洪堡的海拔高度梯度匹配，德康多勒指出了竞争在限制植物分布上的重要性。但是这个调查领域的长足发展来得晚得多，主要在 20 世纪，因为它依靠具有实验技术和生理学研究的现代科学的兴起。它的历史不像历史生物地理学的历史那样多有纷扰，既不需要还击敌对哲学或宗教的态度，也不必等待来自另一个领域比如地球科学的资料才能了解。

当然，植物的分布是与气候密切联系的，这对于最早的植物学者是明显的。在尝试构建这种关系的结果时，他们可能或者集中在环境对植物生理的要求上，或者集中在由此产生的植被类型上。德康多勒在 1855 年第一个对这个调查领域做出贡献，他识别了由对不同的热量和湿度水平的适应引起的，生理上不同的 3 个植物类型。他把这些叫做高温植物、中温植物和低温植物，分别要求高、中和低的热量和湿度，还有最低温植物，生活在两极地区。后来，他又加上了旱生植物，它们只要有至少一个短时期的高温就能够忍受低水平的湿度。

植物学者很快也开始了分析植物生活区域的地质的影响，分析在破碎天然岩石并把它们转变成不同表征的土壤的相互作用中气候的和植物本身的功用。美国植物学者 E. W. 希尔加德（E. W. Hilgard），在 1860 年阐明了气候和植物生活怎样结合起来，逐渐把天然岩石破碎成较小的碎屑，并且提供一种增加着的、作为生物活动产物的土壤组分，而俄罗斯的 V. V. 多库恰耶夫（V. V. Dokuchaev）分析了不同类型岩石破碎造成的土壤的矿物学和物理学属性。最后，在芝加哥地区工作的美国植物学者 H. C. 考尔斯（H. C. Cowles），表明所有这些活动怎样逐渐地改变植被的性质，这些植被可能经过若干不同的植物群聚，最后达到从此被称为该地区的“顶极植被”的阶段。

另一个焦点，关于气候作用造成的植被类型，已经以恩格勒的地图（见上，第 20 页）开始，地图表明各种类型植被的限制，但是他使用了一个混乱的分类系统。第一个清楚而简单的、把不同类型的植被类目化的系统，是由德国植物学者赫尔曼·瓦格纳（Hermann Wagner）和埃米尔·冯·叙多夫（Emil von Sydow）在 1890 年提出的[30]。他们的系统具有惊人的预见性，因为它识别了 100 年后仍然使用的 10 个类目的 9 个，诸如冻原、荒漠、草地、针叶林和雨林等，只有地中海型密灌丛被忽略了。众多工作者那时以来提出的许多地图和系统，添加了不同的细节和着重点的变动，但是对瓦格纳和叙多夫的系统改动很少，尽管他们描述的植物的群丛，现在以不同的方式被称做“群系”、“生物群落”、“生活带”（life zones）或“生态区”（ecoregions）。

一起生活

生态学作为科学的一门分支学科在20世纪前期兴起，把一条新途径引入了生物地理学研究。生态生理学，动、植物生理学的生态学含意的研究，在这些发展中起了重要作用。德国植物学者和植物生理学者尤利乌斯·冯·萨克斯（Julius von Sachs）把一条有力的生理学途径注入了在19世纪末广泛的、有关对环境的适应的争论中。环境胁迫被看做植物分布格局的限制因子，并且植物往往在它们的形态、解剖和生理上展示它们对付这些胁迫的能力。植物"型"（form）作为界定群系和生物群落的办法，被认为比任何分类学的和进化的分类系统都有效。正是从这一思路，根据植物从一个生长季节到下一个生长季节的生存办法，丹麦植物学者克利斯顿·劳恩凯尔（Christen Raunkiaer）发展出他的植物"生活型"（life forms）的学说。他主张，在不利的（寒冷或干燥）时期，植物的生长点对环境胁迫是最敏感的，而因此这些生长点所保有的位置提供了它经受的胁迫程度的指示。他按照植物生长点在地上的高度（或地下）分类植物：生长在潮湿的热带无胁迫条件下的植物，能够发育其芽高居地面之上的型；而在两极地区或者在荒漠中的植物，只有它们的芽接近地面上，或者在土地干燥的情况下，芽在地面下才能生存；一年生植物是一种特殊情况，因为它们在不利时期以休眠的种子生存。

生活型这个概念在植物地理学研究上有高度影响力，并且一般情况下很好地符合观察的事实。植物群系或者生物群落的确能由存在的植物不同生活型的比例——劳恩凯尔描述为植被的"生物型谱"所表征。然而，在与植物生长点关联的适应或者与它们从一年到下一年的生存办法相关联的适应之外，还存在其他重要的适应。常绿和落叶性状、生根的表征、干旱和洪涝生理学和共生的氮固定，都是对付环境胁迫的重要方面，与芽位置无干。在20世纪后期，在合并和超越生活型概念，并且引入动物生态学中的"共位群"（guilds）思想后，出现了"功能类型"（functional types）概念[31]。共位群是一群动物，分类学上未必有关，但它们全都利用相同资源。它是一个以更灵活方式使用的概念，时常应用于受干扰时、或者采用一个特殊管理系统时以相同方式反应的生物体。一方面，一切绿色植物在它们全都直接从太阳获取能量上都是一个共位群的部分，但是在其他资源诸如水、氮元素、传粉者、种子散布携带者等方面，植物有应付环境的不同办法，它们因此可能被分类为不同的功能类型。在像群落的稳定性和恢复力的性质这样的研究中，这个概念正被证明是有用的。

"群落"这个词的使用本身在生态生物地理学上产生了许多争论。我们观察在群体或者集群中混合在一起的生物时，它们的相对稳定性提示不同的物种处在一种平衡中，彼此耐受或者也许甚至受到促进——也许因为不同物种可以协同进化并适应别的物种的存在。美国植物生态学者弗雷德里克·克莱门茨（Frederic Clements）在20世纪初最先提出，这种整合的群落在它们的内部组织程度上类似于个体生物，并且在它们的分布格局上也相似地作为一个整体来活动。群落概念对生物地理学者很方便，因为它便利了植被的精细分类，而这种分类是有效图绘植被所必需的。但是许多生态学者发出反对它的声音，亨利·格利森（Henry Gleason）在他的"个性假说"中正式提出了不同看法，他认为每个物种依照它本身的生态要求分布，而我们视作一个群落的，只不过是有相容的生态耐性的物种的一种机遇集群。

这些思想导致植物地理学的一个不同分支“植物社会学”（phytosociology）的发展，它将植物群落安排在等级制里——那无疑是方便的，但可能不是真实的。越来越多来自湖泊和泥炭沉积中的化石孢粉粒的总量的资料十分清楚地表明了，不同植物物种的分布格局在气候变化时期彼此十分独立地变化。我们现在视作一个群落的，在其组成上将随着环境变化而变化，并且过去的集群决不会完全重复。因此，群落是一个方便但人为的概念。

亨利·考尔斯（Henry Cowles）最早提出的演替和顶极的思想，在最近 100 年期间也受到置疑。生态系统肯定经历时间发展了，而我们可以做一些有关这个的概括（见第 55 页）。然而，难以证明这以某种方式涉及可预测的过程，以受气候因子支配的一种先定的顶极结束。顶极本身绝不是静止的，却是处于一种始终变化的状态，因此，平衡的观念必须比考尔斯原来的概念更加动态。一条新的和有用的途径是混沌理论，它假设一个过程的结果是高度取决于初始条件的，如果这是真的，演替的发展和结果就可能是由原始的条件诸如生物可用性、土壤类型和气候条件中相对细小的差异决定的。因此，虽然气候大体上来说可能决定演替的终点（即生物群落），但是它的详细组成和性质将受许多其他因子包括机遇的影响。

生态系统概念是 19 世纪从生态学研究中出现的最有影响力的思想之一，并且它已经被证明在生物地理学研究中极为有用。它最可贵的特征之一是它能在任何范围里应用，从一个海岸岩石水坑到整个地球。这个概念多半归功于雷蒙德·林德曼（Raymond Lindemann）的工作，他在 1942 年提出自然界里能量流的一个正式说明。这一思想由美国生态学者霍华德和尤金·奥德姆（Howard and Eugene Odum）的工作进一步发展，并由英国植物学者阿瑟·坦斯利（Arthur Tansley）命名。它允许把自然界的任何选出的部分看做一个实体，其内有能量流和元素循环。新近已证明生态系统概念在大范围上应用尤其有效，在大范围上可以研究元素的全球循环，并且可以鉴别人类和自然过程的关系。群落和生态系统将在第 5 章中更详细地叙述。

在 20 世纪，生态生理学也在新的方向上发展，揭示着植物在其光合系统中的微妙差异，以及动物在应付非生物的胁迫和人类生产的毒物的能力上的差异。随着寻求在分子水平了解生理学过程，这个研究领域现在正在进入一个新的阶段。分子生物学持有许多解决生物地理学问题的线索，并且无疑将更多地被用以推进生物地理学学科。它在决定分类学关系上的价值，将给历史生物地理学许多有争论的领域带来光明；并且它在生理生态学上的应用，将让我们增加对物种现行分布格局和它们的环境限制的了解。这些进展将在第 14 章讨论。

上面的全部探究途径，使用越来越高级的实验和分析方法，如同第 3、4、5 章中说明的那样，现在使用在现代生态生物地理学的研究中。正如在第 13 章中说明的那样，在尝试应对人类使用和滥用一个越来越拥挤的行星而产生的问题和疑问时，现在也使用它们。

海洋生物地理学

如同在第 12 章开头（见第 298 页）说明的那样，海洋的生物地理学和陆地的生物地理学相似，因为它们都是关注地球表面的广大区域的生物区系的，但是它们也是十分不同的，因为环境的和它含有的生物的性质十分不同。我们自己是在陆地上生活和呼吸空气的，因此对我们

的研究和调查来说，海洋是更具挑战性的环境，并且在生物地理学的区或带之间明显划界方面，海洋也包含得少。结果海洋生物地理学发展相对缓慢，并且有关它我们仍有很多需要了解。

虽然早期的博物学者发表了一些关于特定地区的动物区系的有限研究，但是第一个世界范围的调查，有关珊瑚和甲壳动物的分布，是美国科学家詹姆斯·达纳（James Dana）所为，他后来成为一位著名地质学者。他的短文发表在1853年，把地球表面的水域根据它们的平均最低温度划分成若干不同的带。三年后，英国动物学者爱德华·福布斯（Edward Forbes）[32]发表了第一部综合性著作，识别了5个深海带和25个沿大陆海岸的动物区系省。他是识别印度洋-太平洋多个动物区系的第一人，并且指出沿岸动物区系依海岸的性质、海底、局部海流和深度而异，而且把25个动物区系省放进9个纬度带中。福布斯后来也出版了关于欧洲海洋自然历史的一小卷书，它对海洋动物地理学和生态学做出了重要贡献。

在1880年英国动物学者艾伯特·冈瑟（Albert Günther）出版了一部关于鱼类的书，他在书中识别了沿岸鱼类分布的10个不同地区，而德国人阿诺德·奥特曼（Arnold Ortmann）出版了一部关于甲壳动物诸如蟹和虾等的分布的相似著作。此外，由3位英国动物学者［约翰·巴塞罗缪（John Bartholomew）、威廉·克拉克（William Clark）和佩里·格里姆肖（Pery Grimshaw）］于1911年汇集的《动物地理学地图集》（*Atlas of Zoogeography*）[33]，提供了关于海洋动物地理学的大量新信息，包括根据27个科的分布格局做出的30幅鱼类分布地图。对全部可用信息的第一次创新性分析和综合是瑞典的学者斯文·埃克曼（Sven Ekman）做的，并且起初在1935年以德文发表，接着在1953年出版一个英文译本[34]。他把浅海海底动物区系分成7个（主要是气候的）区域，并且包括对印度洋和西太平洋动物区系同质、东太平洋和大西洋动物区系同质的理解［注释了以前没有巴拿马地峡阻限，无岛屿的东太平洋作为阻限的作用和两极性的现象（见第316页）］。

这个工作最新的是在1974年由美国海洋动物学者杰克·布里格斯（Jack Briggs）完成并至今。在他的书《海洋动物地理学》（*Marine Zoogeography*）[35]中，布里格斯使用海岸动物区系的特有性格局，确定那些看来是动物区系不平常地迅速变化的地带的位置，然后用此区分23个动物地理学的地区。远到大洋本身，要感谢荷兰的海洋学者西伯莱希特·范德斯波尔（Siebrecht van der Spoel）和他的合作者，我们的浮游生物分布知识才大为增加，他们的《浮游动物比较图集》（*Comparative Atlas of Zooplankton*）[36]包括了130幅以上不同分布类型例子的地图，并把这些类型和海水的不同类型、海水的不同物理性质及不同海洋的动物区系之间的关系的分支图类目化。

在我们的海洋生物地理学知识的较新进展中，最伟大的进展是部分来自我们的日益增长的勘探海洋深处的能力，但同时令人惊奇的是，也来自我们建立空间探测和记录卫星的能力。由于我们现在可以深入海洋的最深处，导致我们在1977年发现了大概不仅是世界上最后找到的，而且最怪异的生态系统——奇异的水热喷口动物区系（见第310页）。但是，远更重要的是比如佛光号（NIMBUS）空间卫星，它使科学家能够连续和综合地监测和记录海洋中浮游动物生活的变化格局，这使得英国海洋生物学者艾伦·朗赫斯特（Alan Longhurst）提出海洋内生物群落和省的系统[37]。这些理论为浮游生物地区生态学第一次提供了一个构架，它统合了地区的物理特征与我们日益增长的有关浮游生物生活、运动和繁殖的年周期性的知识。我们现在

对海洋生物的影响越来越大，我们今后的努力将很需要这样的研究，以便认识和管理海洋生物，同时也需要它为我们星球迅速增长的人口提供食物。

岛屿生物地理学

如同前面提及，格奥尔格·福斯特是留意到岛屿生物地理学的一些特殊特点的第一位生物学者，他注意到岛屿植物区系含有的物种比大陆少，但是其物种的数目依岛屿的大小和生态多样性而异。另一个早期贡献者是德康多勒，他指出一个岛屿的年龄、气候和隔离程度，还有它是否为火山岛，也会影响它的植物区系的多样性。不过，艾尔弗雷德·华莱士发表的绝对多种多样和大量的关于岛屿生物地理学的著作，表明他才是对这个学科的研究的真正奠基者。围绕印度尼西亚群岛的旅行，激起他对它们的不同动物区系和植物区系做了许多深入的观察。他认识到岛屿的起源会影响它们的生物区系（即它们的动物区系和植物区系）的性质。一度是相邻大陆的一部分的那些岛屿，可能含有它们从大陆继承来的动物区系和植物区系的大多数成分；而独立产生的岛屿，像火山岛或者珊瑚环礁岛，只会有能够穿越居间海峡的生物。他也指出它们到大陆的距离，或者彼此间的距离，会影响它们的生物区系的多样性。最后，他认识到岛屿的多样使之成为完美的天然实验，在每次实验中拓殖、绝灭和进化的过程独立地进行，因而为人类提供了比较研究的丰富材料。

但是，在华莱士时代，并且在其后近一个世纪，岛屿生物地理学仍然是博物学者的领域。有许多岛屿，它们的生物区系需要描记，因为它们是进化创新的丰产的繁育基地。关于这群岛屿的植物，或者关于那群岛屿的动物，或者关于世界的这个或那个部分的岛屿的动物或植物的分布，文章发表了几百篇。但是，每个类群生物或者植物以及它们自身的历史，都被认为是独特的。而包含一点分析和力图鉴别可以解释这无数多样性的现象或过程的根本性研究相对地少。菲利普·达林顿在 1943 年的观察是一个例外：较大岛屿比较小岛屿含有更多数目的个体和更大的物种多样性——岛屿面积增加 1 倍，物种多样性增加 9 倍。

虽然科学总是试图提供一个能够统合大量资料的统一理论，但是只有发展了这样做的工具后，才能产生这样一种分析。这样一条岛屿生物地理学的统合的综合途径，只是当高级的数学技术在群体遗传学的新领域中被用来分析生物学现象之后才出现，这是意义重大的。破土而出的平装版小书《岛屿生物地理学理论》（*The Theory of Island Biogeography*）[38] 出版于 1967 年，是两位美国生物学者——数学生态学家罗伯特·麦克阿瑟（Robert MacArthur）和分类学者、生物地理学家爱德华·威尔逊（Edward Wilson）所著。其他学者，比如瑞典的作者奥洛夫·阿伦纽斯（Olof Arrhenius）和美国人弗兰克·普雷斯顿（Frank Preston），注意到了一个岛屿的面积和它含有的物种数目之间的关系。但是麦克阿瑟和威尔逊的书是在一个完全不同的水平上，因为它不断探讨的不仅是基本概念，而且是该理论的生态学证据和内涵（正文有 181 页）。该书提出了两项主要意见：拓殖和迁入的变化着的并相互作用的比率最终会导致两个过程之间的平衡；岛屿的面积与它含有的物种数目之间密切相关。这些观点的论证是基于数学的，有详细的方程和图表，并且结果是很有说服力的。最后，在这里它显得仿佛生物学者能够越过原始材料去了解简单的生物学过程之间的关系，甚至更为重要地，在一个越来越担心人

类活动的影响的世界里，数量平衡的概念容许人们能够预测已知环境中将发生什么，并因此可以使自然保护区的设计最优化。

在《岛屿生物地理学理论》出版之后的多年里，学者发表了按照这一理论解释单个的生物区系的许多文章。这些文章反过来被当作测度拿来，提供了对这一理论如此广泛的支持，以至人们几乎没有批判就接受它作为一项基本真理。因此，那些与根据这一理论的期望不符的结果，又转而被重新审查以寻找程式的或者逻辑的缺陷，或者寻找可以解释这个“异常”结果的不平常现象。有时它们被简单地忽略，而不是被看做可以对这一理论的应用性和普遍性提出质疑。在美国科学作家戴维·夸门（David Quammen）的《渡渡鸟之歌——一个绝灭时代的岛屿传记》（*The Song of the Dodo——Island Biogeography in an Age of Extinction*）这本迷人的书里[39]，叙述了这一理论兴起和后来对其掀起的批判浪潮的故事。现在似乎清楚了，岛屿生物地理学理论不能预测对任何岛屿生物区系的平衡的水平，并且它仅在研究岛屿面积和生物区系多样性的相关时是有效的。不过麦克阿瑟和威尔逊革新了岛屿生物地理学研究，因为他们率先引入了数学技术并提供分析和比较的标准格式。（当然，完成分析资料的工作并创造一种全新的整合理论，要比批判结果更困难！）如同我们后面将看到的那样，岛屿的动物区系和植物区系的生态学比大片陆地的更加脆弱，因此我们大大需要了解它们，因为它们的数量、多样性和作为进化变化的天然实验室的功用，而且它们含有高比例的生物区系的多样性，那正是我们现在迫在眉睫地需要保护的。

摘　要

1. 审查生物地理学的历史，能帮助我们了解今天该学科的性质，并了解生物地理学者怎样在科学和社会的现行理论和假设的构架之内工作。

2. 生物地理学的根本划分，是在研究控制今天分布格局的因子的生态生物地理学和试图了解这些格局怎样发生的历史生物地理学之间。

3. 早期的生物地理学者不可避免地全神贯注在如下巨大任务上：仅仅根据大量纪实材料说明这个行星表面的动、植物分布，并且尝试确定这些是怎样受纬度、高度和气候影响的。

4. 化石记录的知识日益增长，使得难以让这与教会和国家的教条一致，教条说地球上的生命是比较近期创造的，而物种是不变的。在19世纪中期由达尔文提出的通过自然选择进化的思想，是为这些生物学现象提供一种可接受的解释的第一大步。

5. 然而，只要假定陆块总是在它们的位置上稳定不动，了解过去的生命格局就仍然非常困难，而生物学者就时常被迫以怪异的理论解释这些。直至20世纪后期，板块构造的发现才为了解这个行星的地理学以及它承载的生物是怎样历时变异的提供了钥匙。

6. 最后，支序分类学的发明和接受为生物学者提供了一种确定关系格局的可靠方法，它们可以用做分布格局能对之适用的一个架构。

7. 同时，生态生物地理学者正在为不同类型植被的描记建立一种架构，并且逐步开始了解气候怎样影响植物型，以及它与局部的地质和土壤是怎样一起影响植物群落的发展和演替的。

8. 因为它的环境的不同性质，海洋生物地理学的研究远比陆地的困难。浅海海洋动物区系的分布的一般轮廓，与受纬度和深度控制的动物区系带一起，在18世纪和19世纪早期已经被有文献依据地证明。但是深海的巨大范围使得了解它的动物区系和植物区系的周年变化动态非常困难，直到引入以卫星为基础的制图和现代海洋勘探技术后才成为可能。

9. 岛屿也对生物地理学者提出问题，因为每个岛屿都是动物区系和植物区系进化方面的一个独特的天然“实验”。麦克阿瑟和威尔逊1967年出版的《岛屿生物地理学理论》的根本概念是引入了一种主要尝试，试图为了解这一数量惊人的资料提供架构。尔后对这个理论的态度，从开头无批判地接受，通过以后批判和评价的历史过程，已经提供了今天正进行的迷人的科学研究。

扩充读物

Lomolino MV, Sax DF, Brown JH, eds. *Foundations of Biogeography. Classic Papers with Commentaries*. Chicago: Chicago University Press, International Biogeography Society and National Center for Ecological Analysis and Synthesis, 2004.（此书给出本章引用的许多18世纪和19世纪的著作的译文和参考文献，以及后来著作的重印本和评论。）

Quammen D. *The Song of Dodo—Island Biography in an Age of Extinction*. London: Hutchinson, 1966. (London: Pimlico, 1997, Paperback.)

参考文献

1 Cox CB. New geological theories and old biogeographical problems. *J Biogeogr* 1990; 17: 117-30.

2 Buffon G. *Histoire Naturelle Générale et Particulière*. Paris: Academie Francaise, 1867.

3 Forster JR. *Observations made During a Voyage round the World, on Physical Geography, Natural History, and Ethnic Philosophy*. London: G. Robinson, 1778.

4 Humboldt A von, Bonpland A. *Essai sur la Géographie des Plantes*. Paris: Levrault, Schoell, 1805.

5 Candolle A de. Essai elementaire de géographie botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, vol. 18. Strasbourg: Levrault, 1820.

6 Schouw JF. *Grundzüge der einer allgemeinen Pflanzen geographie*. Berlin: Retmer, 1823.

7 Darwin C. *Journal of the Researches into the Geology and Natural History of Various Countries Visited by H. M. S. Beagle, under the Command of Captain Fitzroy, R. N. from 1832 to 1836*. London: Henry Colburn, 1839.

8 Darwin C. *On the Origin of Species by Natural Selection*. London: John Murray, 1859.

9 Engler A. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*. Leipzig: Engelmann,

1879 (vol. Ⅰ), 1882 (vol. Ⅱ).

10 Diels L. *Pflanzengeographie*. Leipzig, 1908.

11 Good R. *The Geography of the Flowering Plants*. London: Longman, 1947.

12 Takhtajan A. *Floristic Regions of the World*. London and Berkeley, CA: University of California Press, 1986. (An English translation of the original Russian book published in 1978.)

13 Cox CB. The biogeographic regions reconsidered. *J Biogeogr* 2001; 28: 511-23.

14 Prichard JC. *Researches into the Physical History of Mankind*. London: Sherwood, Gilbert & Piper, 1826.

15 Swainson W. Geographical considerations in relation to the distribution of man and animals. In: Murray H, ed. *An Encyclopaedia of Geography*. London: Longman 1844; 247-68.

16 Sclater PL. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *J Proc Linn Soc Zool* 1858; 2: 130-45.

17 Wallace AR. *The Malay Archipelago*. New York: Harper, 1869.

18 Wallace AR. *The Geographical Distribution of Animals*. London: Macmillan, 1876.

19 Wallace AR. *Island Life*. London: Macmillan, 1880.

20 Wegener A. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Braunschweig: Vieweg, 1915.

21 Matthew WD. Climate and evolution. *Ann NY Acad Sci* 1915; 24: 171-318.

22 Simpson GG. *Evolution and Geography*. Eugene, OR: Oregon State System of Higher Education, 1953.

23 Darlington PJ. *Zoogeography*. New York: John Wiley; London: Chapman & Hall, 1957.

24 Darlington PJ. *Biogeography of the Southern End of the World*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1965.

25 Croizat L. *Panbiogeography*. Caracas: published by the author, 1958.

26 Cox CB. From generalized tracks to ocean basins—how useful is panbiogeography? *J Biogeogr* 1998; 25: 813-28.

27 Grehan JH. Panbiogeography from tracks to ocean basins: evolving perspectives. *J Biogeogr* 2001; 28: 413-29.

28 Runcorn SK. Paleomagnetic comparisons between Europe and North America. *Proc Geol Assoc Canada* 1956; 8: 77-85.

29 Hess HH. History of ocean basins. In: Engel AE, James HL, Leonard BF, eds. *Petrologic Studies: a Volume in Honour of A. F. Buddington*. Denver, CO: Geological Society of America 1962; 599-620.

30 Wagner H, Sydow E von. *Sydow-Wagner's Methodischer Schul Atlas*. Gotha: Perthes, 1888.

31 Smith TM, Shugart HH, Woodward FI, eds. *Plant Functional Types*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997.

32 Forbes E. Map of the distribution of marine life. In: Johnston W, Johnston AK, eds. *The Physical Atlas of Natural Phenomena*. Edinburgh and London: published by the editors, 1856: plate 31.

33 Bartholomew JG, Clark WE, Grimshaw PH. *Bartholomew's Atlas of Zoogeography*, Vol. 5. Edinburgh: Bartholomew, 1911.

34 Ekman S. *Zoogeography of the Sea*. London: Sidgwick & Jackson, 1953.

35 Briggs, JC. *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill, 1974.

36 van der Spoel S, Heyman RP. *A Comparative Atlas of Zooplankton*. Utrecht: Bunge, 1983.

37 Longhurst A. *Ecological Geography of the Sea*. London and New York: Academic Press, 1998.

38 MacArthur RH, Wilson EO. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1967.

39 Quammen D. *The Song of the Dodo-Island Biography in an Age of Extinction*. London: Hutchinson, 1996. (London: Pimlico, 1997, paperback.)

第3章　生物多样性的格局

生物多样性是一个术语，它包容了现今在地球上存在的全部生物。它包括动物学家和植物学家已经发现和描述的所有动物和植物，也包括尚未发现的和仍然有待科学描记的所有动物和植物。此外生物多样性包括所有真菌、细菌、原生动物和病毒，总的说来，对它们的了解远不如对动物和植物了解得好。但是生物多样性甚至超越这些。当我们取一个物种并分析它的组成时，我们发现它由一系列种群组成，种群有时彼此相邻，有时破碎和隔离，并且在这些种群内往往有个体之间的巨大变异。因此，生物多样性包括整个分布区的种群，以及每个物种内发现的所有遗传变异。

正如我们把一个物种视为组分种群的一个集合，这样，我们也能把生物群落阐释为在一起相互作用的，众多不同物种的许多种群的集群。当这些群落被放在它们的非生命环境的背景下，它们组成生态系统。我们的生物多样性概念因此应该包括占据地球的、种类丰富的生态系统，其中许多还有一个重要的人类组分。如果我们愿意保护生物多样性，并且大多数生态学家都相信这基本上是一个切实的目标，那么整个生态系统和它们的生境或栖息地的保护就是最适当的起点。

为什么生物多样性的保护应该看做重要的呢？为什么我们需要，或者为什么我们想要维持地球的生物区系的丰富度呢？需要与想要是十分不同的体验。当某个东西对我们有用时，我们需要它，并且人们可以论证地球上的其他活的生物都是有用的。它们有的提供食物或者建造住宅和制造织物的材料，还有的是药物的来源。很多生物是地球上我们的广泛的支持系统的部分，涉及大气气体平衡的维持、土壤的健全结构和甚至我们的气候的改变。因此关于维持地球的生物多样性，存在强有力的实用论据。甚至那些如今不被看做有用的物种，可能有朝一日也发现是有用的。

然而更多论据可能与“想要”而非“需要”相关联。我们可能想要世界上有鸟类和花朵，仅仅因为我们欣赏那里有它们——一种审美的论据。我们可能因再没有机会看到旅鸽、渡渡鸟和大海鸦而遗憾。或者我们甚至可以采取一种较少地以人类为中心的观点，主张生物有它们自己存在的权利，或许甚至和我们的权利一样大。因此，作为一个对地球的生态系统有高度影响的物种，我们有责任使得绝灭最小化，自然保护就成为一种伦理的事情。

如果我们接受这些论据的任何一个，它就使得我们需要知道地球是否的确在丧失物种。而如果是的，多快呢？我们也需要关注人类是否正在对丧失速度起加速作用，并且有关它是否有什么事情我们能做？但是要了解绝灭速度和它们的原因，我们就得回溯更远，去探求地球上到底曾经有多少物种，这样我们才能够计算我们可能在多么迅速地丧失它们。

有多少物种？

没有人喜欢丢失东西，但是丢失的严重性恰好能够根据留下什么来测度。丢失一元钱，乞丐比百万富翁感觉更严重。因此，物种从地球丧失对于人类的严重性，只能由我们能否均衡地考虑它并从留下什么方面考虑损失来评判。为了评估如今的绝灭速度的严重性，我们必须鉴别

有多少物种占据地球。

有关科学最惊人的事情之一是我们知道得多么少。举例来说，你可能认为生物学家会对地球上现存多少个生物物种有适当的良好概念，但是事实上不是这样。这个问题仍在激烈争论着，生物学家所做的估计范围在 1 200 万种到 3 000 万种之间。但他们全都同意的是，如今科学已知的和适当描记了的只占总数的很小比例。世界有的部分研究很少，尤其热带地区，而那里物种多样性特别高。许多十分丰富的物种是极为微小的，因此可能过去不曾注意便消失了；许多物种极难鉴定，因此区分它们需要非常仔细的研究；在分类学（分类）领域专业科学家的数量相对地少，因此完成计算物种的任务比最初看来可能的要难得多。

有关地球上存在的物种数量的混乱，似乎能使非生物学家惊奇，但是物种的绝对丰富使得人们难以确定目前已经描记的那些物种全部是有效的、无重复的，或者描记为单一物种的那些事实上不是由我们无知地归并在一起的许多物种组成。例如，的确在全世界环绕北半球温带的海岸发现银鸥（*Larus argentatus*）（称为“环北方”分布），但是它同时以许多不同的型在不同地方出现，从而被有的人看做若干不同的物种，这就产生了一个定义物种的问题（见专栏 6.1）。两个物种不能杂交的便利的观念实际是不可行的，因为经常发现，在分明不同的动物间和植物间杂交是可能的。通常它们并不杂交，但是这可能只是地理分隔的结果，正如银鸥的情况那样。如果一种生物的种群在它们的外表形式上、或者生理上、或者行为型式上充分不同，并且它们在分子遗传型式上也不同（见第 13 章），这样它们才被看做不同物种。但是该定义是十分弹性的，物种间的界限会由于了解更多的相关信息变得因时而异，因此确定地球上有多少物种的任务甚至变得更成问题。

在另一方面，在已经描记的约 180 万种生物中，许多被命名了两次甚或多次！举例来说，在甲虫中，40％的已描记物种只在它们首次描记的地点被记录，这不可能是它们分布的真实反映，而有许多物种事实上在不同地点以不同名字被重复记录是十分可能的。这个所谓“别名”问题使已经描记的物种数量膨胀[1]，但是，可能还有远为多得多的物种仍有待发现，因此仍然在地球上生活的物种数量必定大大超过现今已经描记的数量。

细菌、真菌、病毒等微生物的多样性是特别难以估计的，因为对这些类群所知远不如像哺乳动物或者有花植物那样好。举例来说，细菌中迄今只有大约 4 000 种已经描记，并且这很可能只代表总数的 1‰，因此在这个领域还有许多工作要做。微生物中生物多样性的研究，被野生种群中间发现的遗传的和生物化学的变异幅度复杂化了[6,7]。细菌可以在远比一度假定是代表生物圈界限的地球表层还深的地质沉积物中生存，这一事实也使对它们的研究更加困难[8]。它们在极端环境下生活的能力和为人类服务的巨大潜力，使得它们对我们特别有趣和重要，因此，增进我们的微生物多样性的知识，是为了我们的利益。但是，在研究微生物时，甚至物种的概念也不得不重新考虑[9]。

西班牙南部里奥廷托河（Rio Tinto）提供了研究微生物多样性的人们面临巨大问题的一个例子[10]。古代的腓尼基人因为这条河的深红色，叫它“火之河”（River of Fire），那是因它的高酸性（pH 2）的水里溶解了高浓度的铁和其他金属造成的。这些情形现在通常作为人类采矿活动的结果，往往与高度污染的河水相关联，并且里奥廷托河实在地受这种方式的影响 5 000多年了。但是甚至在人为污染出现以前，这条河就具有丰富的金属含量，因为它流经的岩石金属含量高。新近对该河的生物多样性研究采用了分子技术（见第 13 章）检查现在微生物的分布区，发现了大量以前未检出的物种。该河流生物量的 60％以上由微小绿藻的高耐性品系组成，它们已经暴露在这些极端条件里适应和进化了几千年。

概念专栏 3.1 多少物种?

地球上物种的可能数量的一个保守估计是1 250万种[2]，但是热带生态学家特里·埃尔温(Terry L. Erwin)[3]提出总数远大于此，单是热带昆虫或许就高达3 000万种。他在巴拿马用"喷雾罩盖法"(fogging)取样单一的乔木甲虫物种 *Luehea seemannii* 的研究结果，导致他得出这一结论。喷雾罩盖法是一种有效的技术，它用带杀虫剂的烟熏蒸树冠，使昆虫昏晕。昏晕的昆虫从树上落到放在树冠之下的捕虫器上而被收集起来。埃尔温在巴拿马的森林中检查了长有 *Luehea seemannii* 物种的19棵乔木个体，并且单单从这一次分析就能获得1 200个甲虫物种。这一巨大数量并不十分令人惊奇，因为甲虫是异常成功的昆虫，并且可以占到现生生物的物种总数的25%之多。但是这个研究的确表明甲虫在热带不平常的丰富度。

从这些数据埃尔温提出了一些有关在特定的乔木物种上发现的甲虫数量、发现的乔木物种数量、森林中彼此有关的不同生物比例的假设。他从收集的信息外推得出结论：如果这个甲虫数量是森林物种丰富度的真实表现，那么人们可以预测地球上昆虫物种的总数为3 000万个。然而，他的假设的许多不定性应该使我们对不加批评地接受这个数字十分警惕。其他昆虫学家，比如来自英国谢菲尔德(Sheffield)大学的奈杰尔·斯托克和凯文·加斯顿(Nigel Stork & Kevin Gaston)[4]，用来自加里曼丹的热带森林的研究数据核查了埃尔温的估计。斯托克得出了节肢动物(一个包括昆虫的无脊椎动物类群)估计从1 000万到8 000万种。另一个独立的估计[5]支持这个范围的低值，把热带节肢动物估为600万~900万种。所有估计的误差范围仍然如此之宽，以至在达到的数字上一直有许多矛盾，但是世界的物种总丰富度是很可能要超过1 000万种的。

在真菌中间，迄今描述了约70 000种，但是在英国的国际真菌学研究所(International Mycological Institute)的戴维·霍克斯沃思(David Hawksworth)，相信真正总数可能在160万种左右[11]。在地球上彻底调查了真菌的区域，每种高等植物上支持着5或6个真菌物种。因此，如果假定有花植物的总数(一旦全都描述了)是约30万种，真菌的总数必定是在150万种或更多的区间中。

从这个例子可以看到，对生物可能数量的估计是由一个外推过程衍生的。如果我们有确定的事实并且做出进一步的假设，那么我们就能从我们已知的来设想朦胧的不定性世界里的情形。结果虽然不令人满意，但它是我们迄今能够做得最好的。表3.1提供了现在我们知道的有关地球的几个生物类群的物种多样性的丰富度的一些数据，和每个类群中现在认为已经描记的生物数量的大致比例的数据[12]。脊椎动物是研究得比较透彻的，因此在这个领域可以期望的新物种相对少，而有花植物是同样的。在最近的几次调查中列出了4 327种哺乳动物和9 672种鸟，并且即使有进一步的调查工作和对它们的分类的深入研究，这些总数也是不可能有显著增长的。虽然在哺乳动物方面在以每10年约100种的速度继续描记新的物种[13]，但事实上，自从1990年以来只有灵长类的38个新物种被描记，包括2002年来自巴西亚马孙地区的2个猴子新物种。但是对于蜘蛛和蜱螨(蛛形动物)、绿藻和线虫，仍然很少了解，在这些类群中可以期望的新物种要多许多。从生物学家的观点看，还有额外麻烦，小型生物比大型生物既丰富

又多样，因此增加了生物谱最困难一端的工作负荷。

表 3.1 在所选的有机体类群中已描记的物种的数量，以及地球上可能的总数和该类群目前已知百分比

类　群	已描记物种数	可能的总数	类群已知百分比
昆虫	950 000	8 000 000	12
真菌	70 000	1 000 000	7
蛛形动物	75 000	750 000	10
病毒	5 000	500 000	5
线虫	15 000	500 000	3
细菌	4 000	400 000	1
维管植物	250 000	300 000	83
原生动物	40 000	200 000	20
绿藻	40 000	200 000	20
软体动物	70 000	200 000	35
甲壳动物	40 000	150 000	27
脊椎动物	45 000	50 000	90

资料来自 Groombridge[12]

估计地球的生物多样性的所有这些困难，同等地适用于个别的地点和生境。且不说由于遗传和生境的变异所造成的生物多样性，甚至仅仅开列一个地点上存在的全部物种也将是一个漫长的过程，耗费、费时、最后还不精确。一条替代途径是评估容易观察和鉴别的某个生物类群（诸如高等植物、哺乳动物、鸟类或者蝶类）的丰富度，并且设想它们是比较不容易观察和鉴别的类群的代表。这个方法比较适用于在物种彼此密切依赖的情况，如同在南非的灌丛草地上形成虫瘿的生物和植物物种的情形那样（图 3.1）[14]，这两个类群之间有一种显著的线性关系。但是约翰·劳顿（John Lawton）和同事在喀麦隆的姆巴尔马约（Mbalmayo）森林保护区的广泛调查[15]，涵盖鸟类、蝶类、甲虫、蚂蚁、白蚁和线虫，表明一个类群和另一个类群之间存在大体相关性的情况并不多。这表明把单一的生物类群看做整体生物多样性的代表是不明智的，但是涉及的实际问题，将不可避免地意味着生物多样性可能最好根据有限数量的生物学类群来估计。

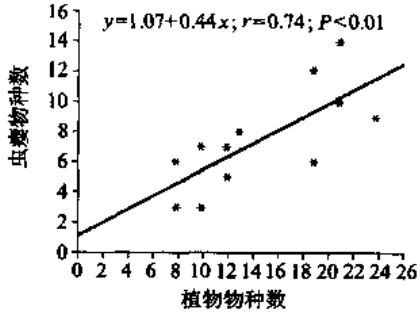


图 3.1 图示在南非艾因斯贝格（Aynsberg）自然保护区中形成虫瘿的物种的丰富度和木质灌木物种数量之间的关系（资料来自 Wright & Samways[14]）

找到估计生物总数的捷径的另一个尝试是使用身体大小。很明显的是大型的生物比小型的生物要少，但是在物种数量和身体大小之间存在一种简单的关系吗？因为我们对大型物种的数量有较多了解，那么我们能够由此外推，估计地球上存在多少小型生物。如果我们考虑 5～10 m（6～32 英尺）长的动物（例如象），那么进入这个大小范围的生物不到 10 种；在 1～5 m 的范围（例如马），也许有几百种；在 0.5～1 m 的范围（例如狐），可能达到 1000 种；而大家

鼠大小的生物（0.1～0.5 m），可能达到10 000种。这种身体大小与多度的关系随着我们下移大小范围而继续保持，因此在0.005～0.01 m（蚂蚁大小），可能有大约100万种生物。但是对更小型的生物（0.005 m以下，诸如蚤、螨和更小的）而言，已知物种的数量比起较大物种持有的直线对数关系出现下滑（图3.13），更小型的生物的这种明显的多样性缺乏是我们自己忽视它们的数量的结果吗？或者是我们错误地假设它们应该遵循与比较大型的生物相同的线性格局所造成的吗？如果我们假定线性图形真实代表身体大小与多样性关系，那么我们就能够计算出小型生物的期望数量，并且计算出总体生物多样性应当达到大约1 000万。

明尼苏达大学的研究者通过详细检查单个生态系统，并且就这些特殊地点算出物种大小与多样性之间的关系，检验了小型生物必定比它们显现的更多样的假设。图3.2表示详细分析美国北部草地生态系统无脊椎动物物种与它们的身体大小（这里测度为体积而非长度）有关的结果[16]。能够看到，在范围广大的昆虫类群中，在谱列的小的一端有的物种的确比线性模型预测的少，并且在这个例子中，我们可以有信心地说不是由于小型的物种被忽视。因此我们可以得出结论说线性模型本身有毛病，并且它不是计算总体生物多样性的一个适宜办法。或许这种研究将导致建立一个比线性模型可靠的模型，它将来能够用来外推和估计生物多样性。

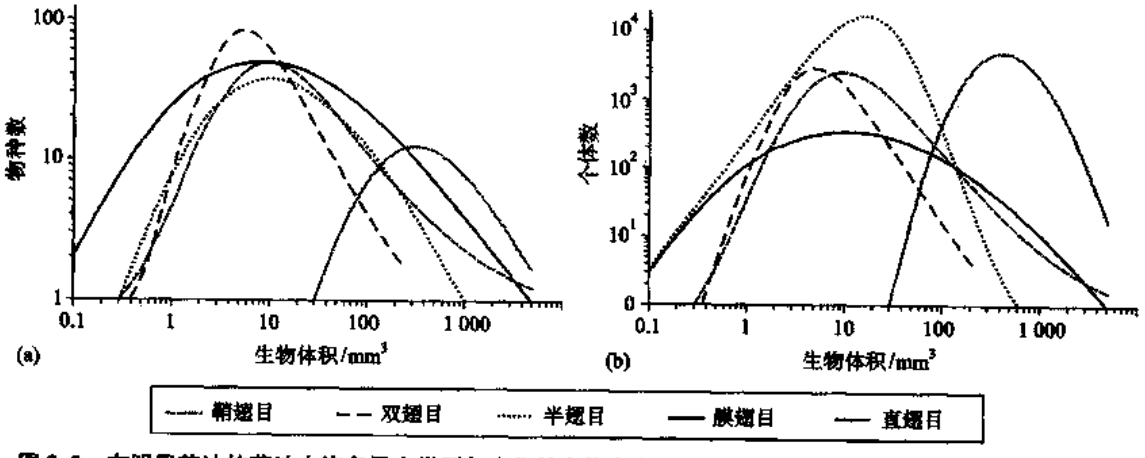


图3.2 在明尼苏达的草地中许多昆虫类群与它们的身体大小有关的物种数目（a）和个体数目（b）。所示类群是直翅目（蚱蜢）、膜翅目（马蜂和蜜蜂）、半翅目（蝽）、鞘翅目（甲虫）和双翅目（蝇）。（依Siemann *et al.*[16]）

从评估单一地点的物种数量问题的这个说明看，很明显绝灭的速率只能模糊估计，因为它们将首先取决于有多少物种。虽然在最近的过去许多已知的绝灭是由人类的狩猎和迫害造成的，但是涉及的生物是大型而容易成为靶子的。我们对小型的生物尤其微生物一无所知。然而，小型的生物的绝灭主要由于生境的丧失，并且有些生境比另一些生境丰富那是可能的，因此计算其可能的绝灭速率取决于什么种类的生境在被破坏。因为我们难得能确信一个物种真正消失了，没有留下被隔离的成员，所以也造成评估绝灭速率的困难。例如，虽然象牙嘴绿啄木鸟被看做绝灭已久，但是它仍然有在美国南部某处存活的可能性。偶尔那些认为绝灭了的动物被重新发现，正好如同一种大洋洲哺乳动物塔马尔小袋鼠（Tamar wallaby）的情况那样，它几乎在100年前就在澳洲大陆消失了，但在新西兰的一个岛屿发现它活得很好，有一个超过2 000只的种群，很幸运地是该国的一位前总督在1862年将它引入那里。

在植物的情况是，绝灭甚至还要难以记录。巴西大西洋森林现在仅占据着它们原来覆盖地的10%，其中许多植物种最后的记录要回溯到19世纪50年代，此后再未见到，但是仍难以确定它们已经最后消失和甚至没有休眠的种子存活。有以前仅从化石状态知道的植物被重新发现的偶然事件，正如银杏（*Ginkgo biloba*）在华东发现，而以前仅仅从200万年前的化石知道它。甚至近到1994年，在澳大利亚靠近悉尼的深邃峡谷中还发现一种新的植物[17]，它被命名为*Wollemia nobilis*，并且就像银杏属（*Ginkgo*），它也密切相似于认为已经绝灭了的一种白垩纪植物。

但是，不管过程记录的精确问题，绝灭无疑在我们周围发生着。生物学家爱德华·O. 威尔逊[2]计算了单是从热带森林区域消失的物种，目前可能是高达每年6 000个物种。这相当于每天17个物种，而热带森林只覆盖了地球表面积的6%，所以如果我们也计算其他植被类型，那么绝灭的速率将还要高。虽然绝灭在进化的过程中总是一个不可避免的要素，但是据计算，新近的绝灭速率可能比我们这个物种出现之前的大100～1 000倍。令人担忧的是在21世纪它们可能又加速一个10倍[18]。

一个新的工具是互联网（Internet），它对于分拣有关现生生物的分类学和多样性的紊乱信息网大有帮助[19]。迄今所有分散的物种描记发表在范围宽泛的科学期刊上，因此使得任何整合这些信息的努力都非常困难。关于特殊的生境和自然保护区，比如哥斯达黎加的瓜纳卡斯特保护区（Guanacaste Conservation Area），其详细的物种信息数据库业已存在，但是校勘这样的数据库并产生一份统一的全球名录的任务是宏大的。2000年9月在加利福尼亚发起了一项雄心勃勃的计划，叫做全部物种基金（All Species Foundation），它旨在在一代中完成全部已知物种的互联网数据库，并且有希望包括目前分散在全世界博物馆的，每个物种的模式标本的数字图像。这些图像将成为所谓“伊模”（e-types）。尽管想要成功实现这样一项计划将需要吸收非常大量的资金，同样需要吸引许多年轻的分类学家，但是它是地球的生物多样性的全球文献编集的最大希望。

多样性的梯度

当我们注意在这个行星的陆地表面上生物多样性的分布方式时，我们发现它远不是均匀的。热带总体上含有比高纬度相等面积多许多的物种。这似乎对许多不同类群的动物和植物都成立，如同我们可以从图3.3看到的那样，该图示明在中美洲和北美洲的许多国家或州发现的繁殖鸟类和哺乳类的数目。热带国家巴拿马在赤道北面仅800 km（500英里），紧邻哥斯达黎加，有667种繁殖鸟类，是阿拉斯加见到的数目3倍，尽管阿拉斯加面积大得多。

北美洲不同纬度的哺乳类物种的数量具有相似的格局（图3.3）。如果我们只考虑森林地区，从北方的阿拉斯加南部（65°N）经密执安（42°N）到巴拿马热带森林（9°N*），这些地方分别有15、35和70个哺乳动物种。把哺乳动物按食物和分类学分解成组分类群，我们发现上述三个地方的哺乳动物物种数的差异主要是由蝙蝠物种数的差异造成的。从北移动到南，从阿拉斯加到密执安的物种数量增长1/3，是由于蝙蝠数量较大，并且从密执安到巴拿马的物种数量增长2/3，也是如此。如果我们考虑哺乳动物的食物，还能得出更多的信息。哺乳动物中的

* 原文误作90°N—译注。

热带多样性，许多是由于吃果子的生活方式优势较大和食昆虫的动物数量较大，而许多食虫性动物又吃以热带果子为食的昆虫。这也可以解释在低纬度的蛙类的多样性（图 3.4）。因此，在动物中间发现的多样性梯度，食物明显地是一个重要因素。

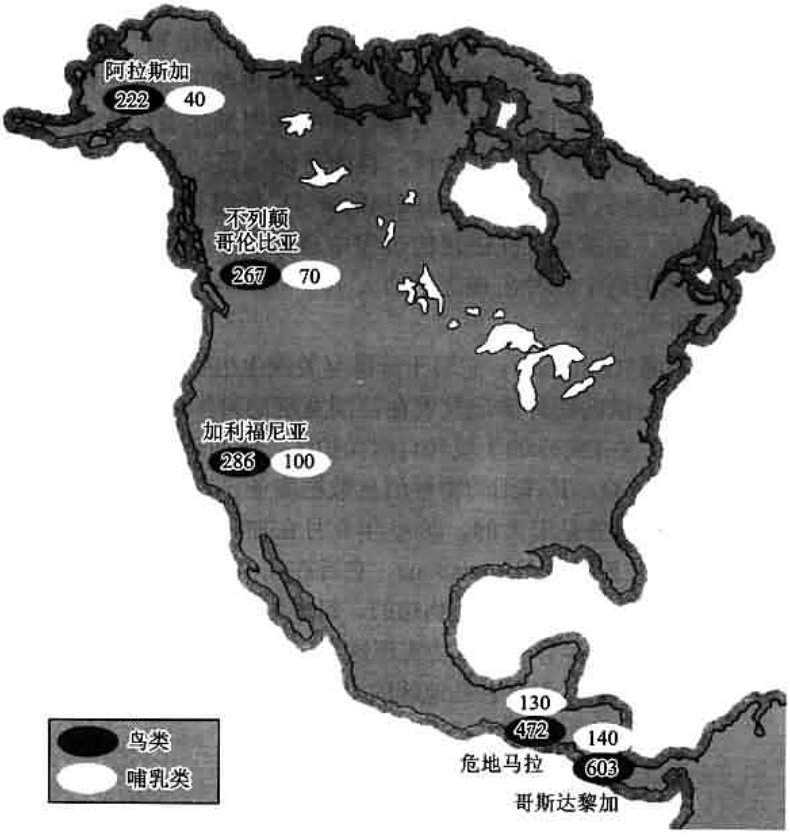


图 3.3 中美洲和北美洲不同部分的繁育鸟类和哺乳类的物种数量

如同我们已经看到的那样，昆虫的多样性是难以测度的，因为昆虫的类群一般是描记得不好的。在昆虫的记录中蝶类是最好的，图 3.5 示蝴蝶的一个类群，燕尾蝶数量的纬度梯度。在热带发现的物种的高数量又是明显的，并且在这里可以看到这适用于全世界的热带区域。还能够在非洲/欧洲部分看到梯度的一个容易解释的异常，物种丰富度在那里有一个明显下降，这与北非荒漠地区相一致。

食物可能是决定动物多样性的一个重要因子，但是决定植物多样性的是什么呢？植物也显示在热带多样性增加的普遍趋势（图 3.6），但是它们在食物上并无不同，因为它们全都需要阳光能量用于它们的光合作用。

然而，植物物种丰富度和纬度之间的关系根本不是一种简单关系。渥太华大学的戴维·居里（David Currie）和维维亚娜·帕坎（Viviane Paquin）构画了一幅横跨北美洲的乔木种类丰富度的地图[22]，而这示于图 3.7。从图上可以看出丰富度的等值线并不简单依从纬度线，尤其在加拿大的南部区域，低密度的斑块出现在中西部，而高密度在东南部。在研究人员检查与这一格局关联的可能环境因子时，他们发现最密切相关的一个因子是（直接自土地的）蒸发和

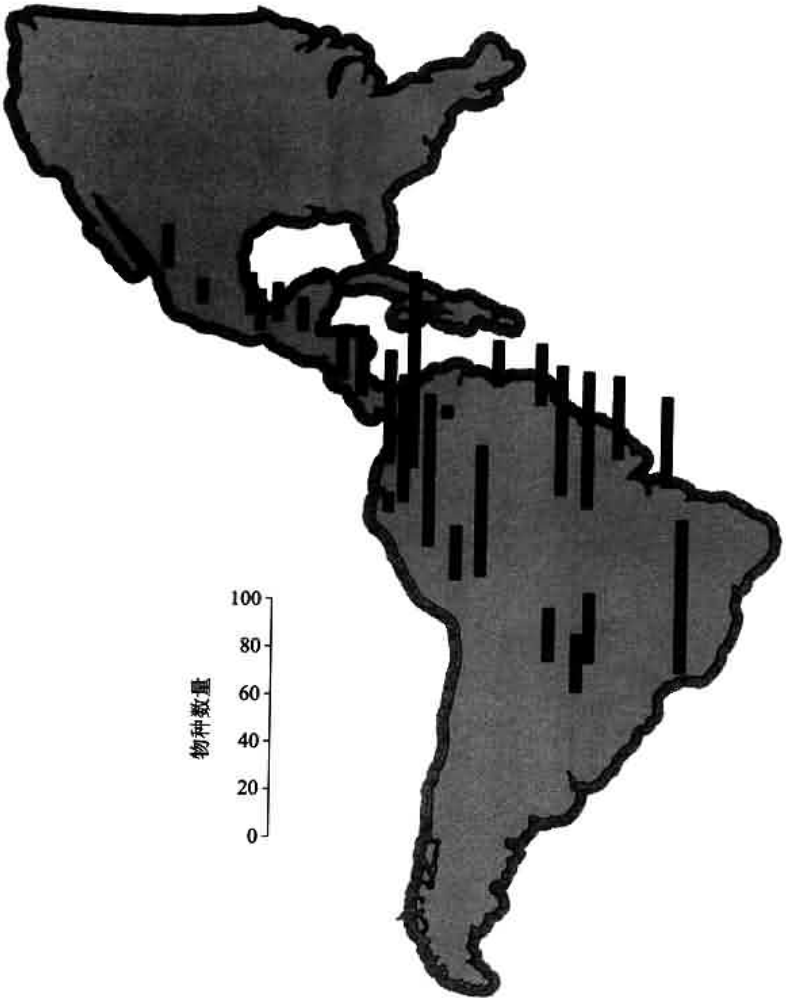


图 3.4 中美洲和南美洲的不同部分的蛙类物种数量（资料来自 Groombridge[12]）

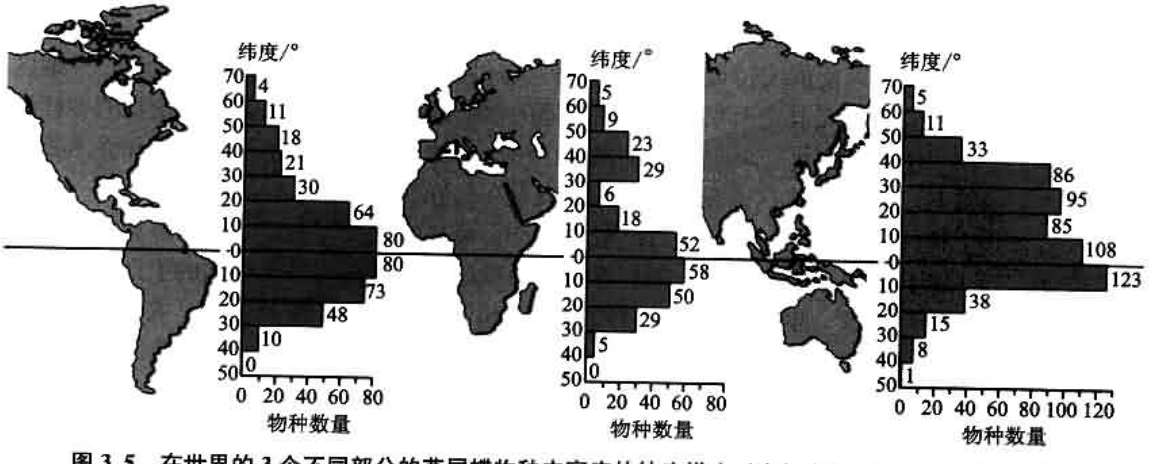


图 3.5 在世界的 3 个不同部分的燕尾蝶物种丰富度的纬度梯度（资料来自 Collins & Morris[20]）

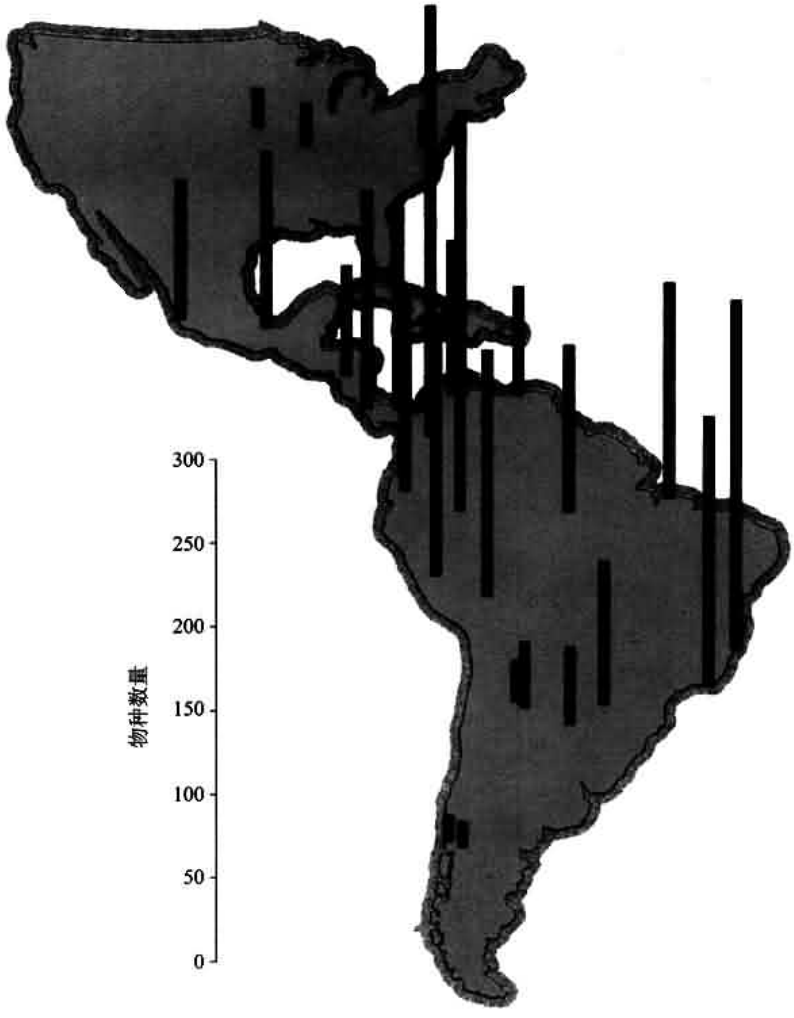


图 3.6 美洲树木物种丰富度的纬度梯度（资料来自 Duellman[21]）

（自植被表面的）蒸腾之和，这个值代表水分自土地表面损失的值（蒸发蒸腾作用）。明显地，蒸发蒸腾作用最高的地区能够支持最高的乔木物种多样性，但蒸发蒸腾作用本身也和一个地区的潜在生产力（在既定时间既定面积光合作用积累的植物物质总量）相关，因此植物的多样性也许根本上是由一个既定生境能够进行多少光合作用决定的。图 3.8 表示初级生产和乔木物种丰富度之间的关系，并且能够看到在二者之间的确存在良好相关。

一般，赤道地区是因其气候优势而可能成为生产力最高的区域，它炎热、潮湿和相对没有季节变化。图 3.9 通过展示初级生产力的世界分布说明这点。由该图可见很高的生产力集中在赤道带，而随着纬度升高，生产力下降。该图被北非和中亚的干旱带复杂化了，关于这点将在本书的适当地方细说，但一般趋势还是在较高纬度生产力降低。这个地图的北美洲部分的检视，尤其就美国东南部的乔木物种的高多样性和高生产力而言，表明其与乔木丰富度地图（图 3.7）良好相关。因此，有一种理论提出，一个区域的动、植物的物种丰富度是取决于多少能量为植被所俘获的。

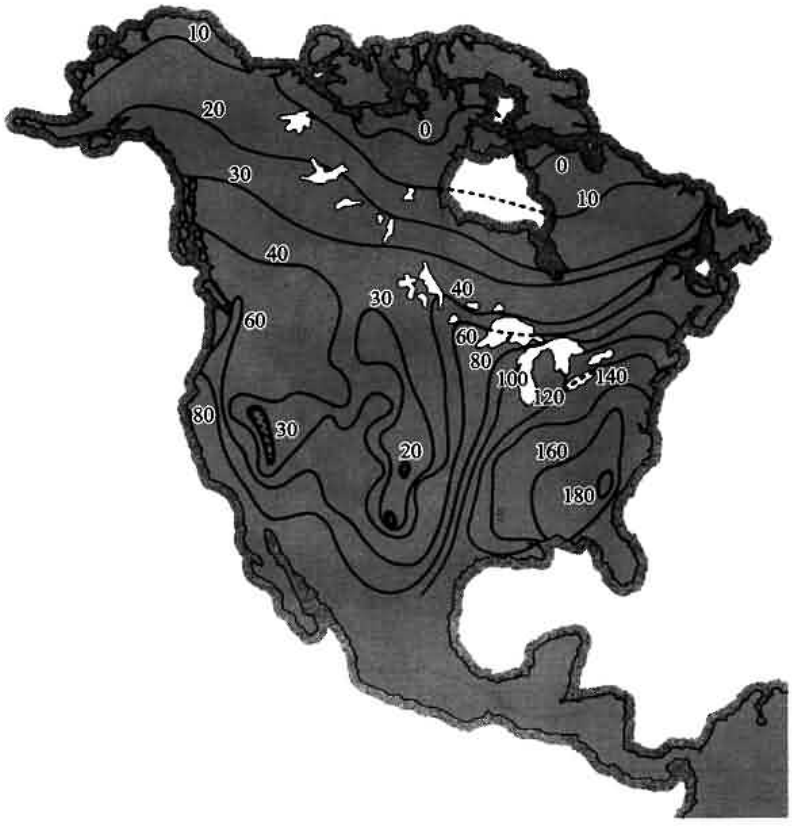


图 3.7 在北美洲的不同部分发现的乔木（即高度在 3 m 以上的任何木本植物）物种的数量。等值线指示在大范围样方（平均面积 70 000 km²）内记录的乔木物种特定数量的区域。（资料来自 Currie & Paquin[22]）

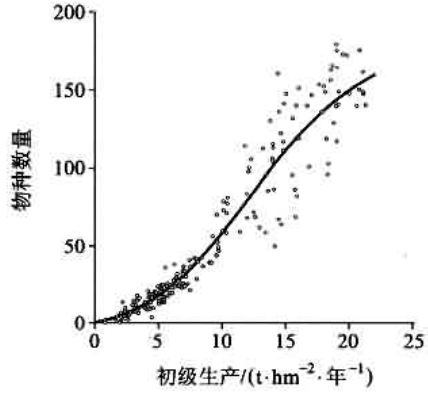


图 3.8 北美洲的生境中树木物种的数量（见图 3.7）对那些生境的初级生产力点绘。能够观察到一种分明的正相关。（资料来自 Currie & Paquin[22]）

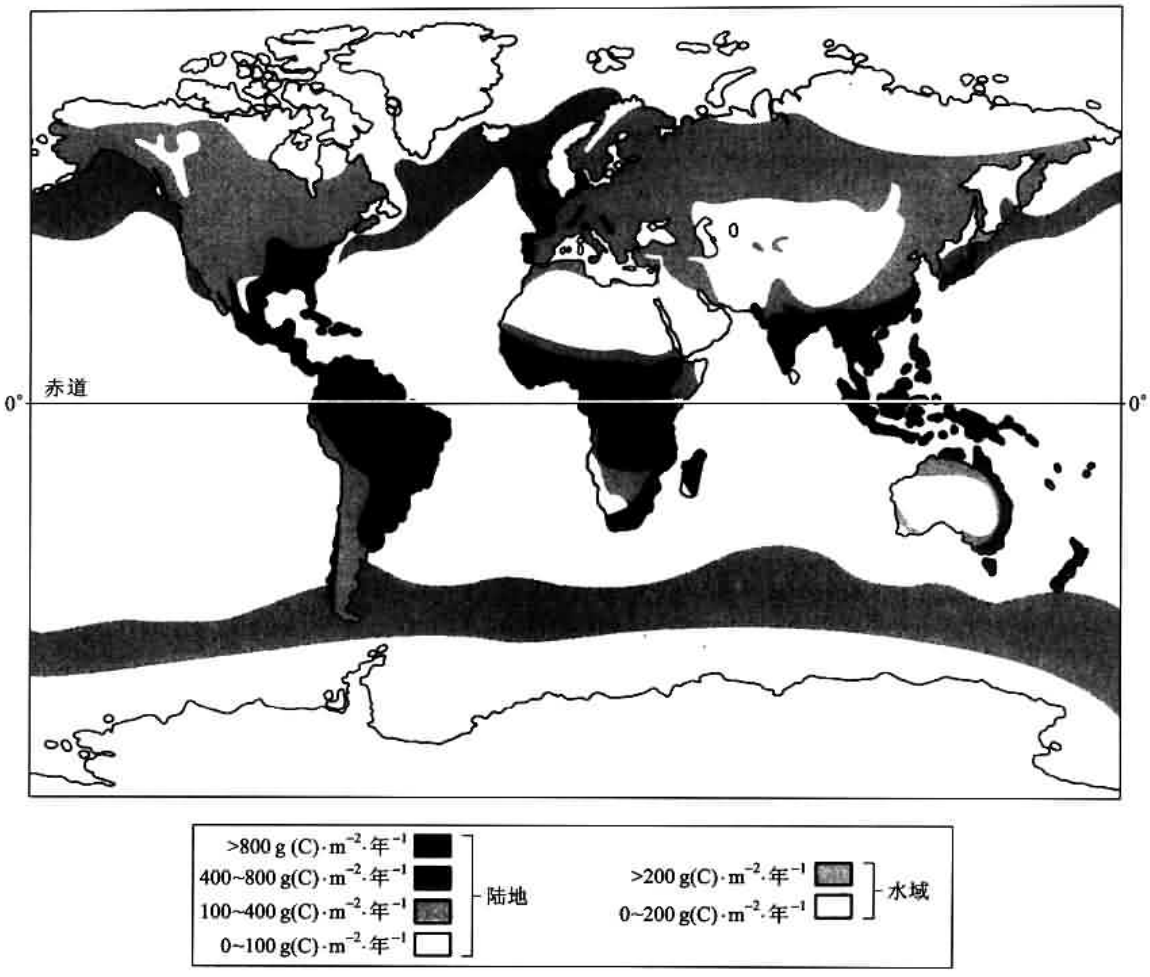


图 3.9 植物生产力的世界分布。这里展示的数据是单一生长季节积累的有机干物质的总量的简单估计。对由于动物消费的损失和由于根生产的增益没有做充分调整。(地图由 H. Leith 编绘)

在某种意义上，当我们尝试分析对热带高物种多样性起作用的影响因素时，我们可能在问一个错误的问题，因为这实在是生物学家从温带地区看问题的透视法，而温带恰恰是大多数生物学家生活和工作的地方。从一种热带的角度，该问题应该是为什么较高的纬度具有比热带低的多样性[23]。也许它只是一个陆地面积问题呢？热带比起较高的纬度涵盖较大的陆地表面积——总是不明显的一项事实是当我们审查地球的弯曲表面时通常使用的投影，这有夸大较高纬度陆地面积的倾向——并且有些生物地理学家就把多样性的纬度梯度看做这种效应的反映[24]。但是克劳斯·罗德（Klaus Rohde）的一项资料分析[25]并不支持这种解释。虽然面积可以有助于生物多样性，但是它肯定不是事情的全部，不然大的陆块就会总是有比较丰富的物种了。

生产力似乎要被涉及，但是它的影响是间接的。在条件对植物生长最合适的地方，比如温度较高较均衡的地方和有充足的水供应的地方，人们通常找到比较大量的植被。这导致植物物质层次的复杂结构。举例来说，在热带雨林中，在土地表面的上方形成非常大量

的植物物质。也有大量物质作为根组织在地下发育，但是这比较不明显。细心分析地上物质揭示它排列成一系列层次，层次的精确数量依森林的年龄和性质而不同。植被“生物量”以分层的形式排列，称为它的“结构”（与它的“组成”相对，组成指形成群落的生物物种）。结构基本上是植被的建构式样，正如在一些热带森林中那样，它可能是极端复杂化的。图 3.10 示亚马孙流域泛滥平原成熟热带森林的纵剖面[26]，以叶子在地上不同高度的百分覆盖率表示。在地上约 3 m、6 m 和 30 m 的高度有 3 个清楚的叶子覆盖高峰，而最高的层在 50 m，相当于非常高的突出的乔木挺立分明的主树冠，并形成它自己的开放层。这样，这个生境主要含有 4 层树冠。

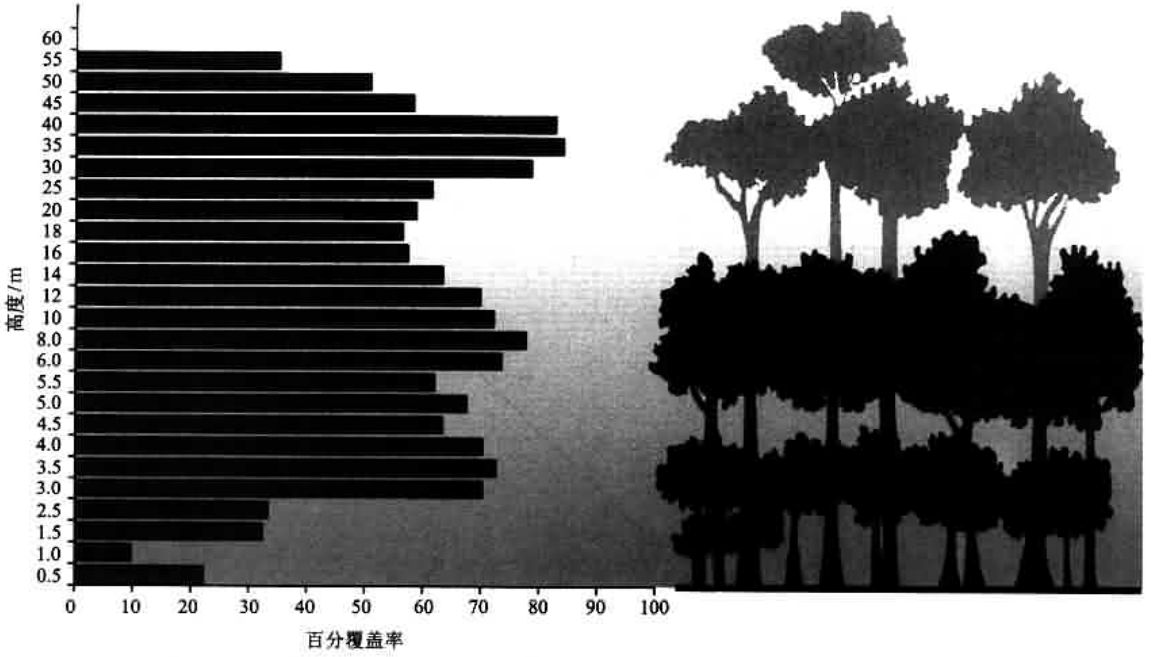


图 3.10　一个热带雨林的纵剖面，带有在不同高度记录的叶冠覆盖百分率。注意叶子覆盖分层成分明的层次，雨林中树冠结构的发育的更多细节参见图 3.19。（自 Terborgh & Petren[26]）

温带的陆地森林比较简单，往往只有两个树冠层，因此它们的结构不大复杂。然而，结构对在生境中栖息的动物生活有强烈的影响。它形成一个空间环境，动物在其中摄食、活动、躲避、生活和繁育。它甚至通过影响光照强度、湿度以及温度的范围和极值从而在一种十分局部的水平上影响气候（“小气候”）。图 3.11 通过一个结构很简单的草地植被区域表示这种气候变化，我们能够看到地面的小气候与在上方树冠层经历的很不相同，风速更低，温度在白天是更低的（但在夜里更温暖），并且靠近地面处相对湿度大得多。小气候的复杂性与植被结构的复杂性密切相关，并且一般说来，植被的结构越复杂，能够在那里生活的动物的物种数量就越多。这由图 3.12 表明，图中在林地生境发现的鸟类物种数量与能检测到的叶冠层数量相关[27]。热带的植物高生物量导致环境比较大的空间复杂性，而这将导致占据那个地区的生物多样性的潜力比较大。较高纬度的气候一般对积累大量生物量比较不利，因此植被的结构比较简单，而结果是动物的多样性比较低。

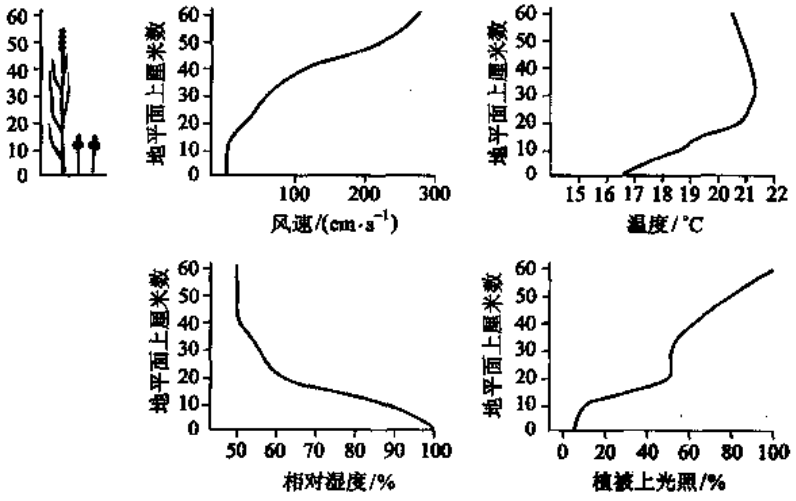


图 3.11 图示草地植被的结构和其对生境的小气候的影响

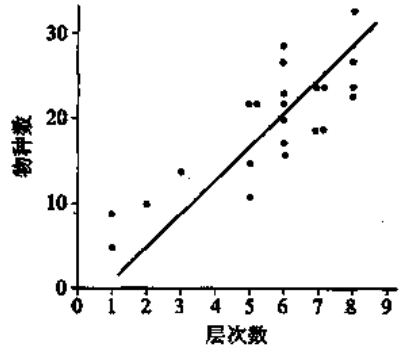


图 3.12 图示鸟类物种数和植被分层的层次数之间的关系（资料来自 Blondel[27]）

这条论证路线有一个扩展部分值得追求。复杂性或者复杂性概念，取决于观察者的范围。上文已说过草地有相对简单的结构，但这只是从人类方面看它的情况。在另一方面，从一只蚂蚁的观点看，草地环境可能是高度复杂的。因此一个草地区域为远比人类、奶牛和野牛多的蚂蚁提供了家园。整个来说，地球能够支撑的小型动物远比大型动物要多。这由图 3.13 表明，图由牛津大学的罗伯特·梅（Robert May）构画[28]，表示甲虫物种的数量和它们各自身体大小之间的关系。一般的景象是小型物种比大型物种丰富。但

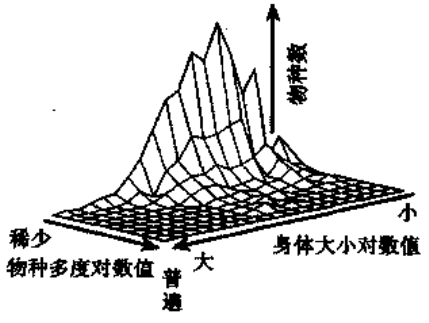


图 3.13 甲虫物种中身体大小和多度之间的关系。垂直轴代表水平轴上表明的身体大小和多度的甲虫物种数量。“小”指甲虫是 0.5 mm，“大”指 30 mm。（自 May[28]，1988 AAAS 版权）

当涉及极端微小的生物时，物种丰富度看来有所下降，这个事实大概反映了我们忽视了这些生物，而不是其物种数量的任何实际减少。

然而，有一种小动物的类群与这个规律不符。蚜虫有大约 4 000 种已知（比如吃植物的飞虱），其多样性在热带比在温带地区小[29]。大多数蚜虫种只以一种类型的植物为食，因而在远离那类植物的地方很少，全然依赖于气流模式把它们从一个合适寄主携带到另一个的机会，因此它们在特殊植物物种的种群是稠密的地方生活最好，正如在农田的情况。蚜虫很不幸，热带植物集群由许多物种组成，每个物种只以很低密度存在，因此蚜虫不是很适合这样的条件。所以蚜虫多样性与植物多样性负相关，这样它们违背了一般的纬度梯度格局。

但是，一般说来，就动物的生活而言，热带的丰富度可能不简单地是这些纬度地区的高生产力的结果，还是那里的高生物量及其能支持许多物种的小动物所引起的一种巨大的结构复杂性的结果。

然而，有关热带物种的丰富度还存在别的解释，有的解释与某些主要生物类群的进化历史有关。

如果我们审查有花植物众多科的分布格局，我们就发现它们也有集中在热带的倾向。十分粗略地估计，在分布上大约 30%的有花植物科是广布的，大约 20%主要是温带的，而大约 50%是热带的。这给一些研究工作者提示，热带是许多有花植物（被子植物）类群的进化中心。这个观点可以通过检查化石记录来确认，看看就有花植物而论热带是否总是比温带丰富。芝加哥菲尔德（Field）自然历史博物馆的彼得·克莱恩（Peter Crane）和斯科特·利德加德（Scott Lidgard）尝试了这条途径[30]，他们的有些结果表达在图 3.14中。图中呈示对 1 亿 4500 万年到 6500 万年前的期间植物化石材料的分析，并且描绘这个时期不同纬度被子植物的重要性。由此清楚的是，有花植物最先在热带上升到一定显著性，并且它们在这个时期在热带始终保持优势，结果它们在植物界获得重要性。有花植物的多样性的纬度梯度回溯了十分漫长的路程——事实上恰好回到这个类群的进化起源。热带生物多样性清楚地是一种古老的现象，并且在这种情况下，它可能与热带起源和提升热带的进化和多样化的速率有关。

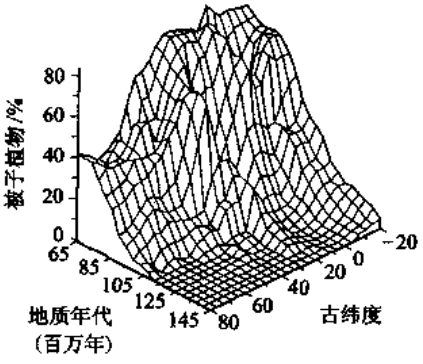


图 3.14 在地质历史的不同时间和不同纬度有花植物（被子植物）的估计百分比表示，被子植物在低纬度（赤道）总是最丰富。（自 Crane & Lidgard[30]）

从对过去历史的论证到对热带相对于较高纬度的多样性差异的解释，都提出全球气候依时间变化的问题。普遍接受地球的气候是经常变化的，并且在过去的 200 万年前天气比 3 亿年前冷。结果，高纬度受到冰川在陆地表面发育的干扰。这些变化对植物和动物的生物地理格局的影响将在后面阐述，但是这显然是最严重的干扰——以大片冰的形式在主要区域上扩展并破坏一切植被——大体上在高纬度发生，而热带只因之受到比较不明显的气候胁迫。这种热带气候稳定的观念，如果它真的成立的话，就能够解释在热带仍然找到的一

些多样性——植物和动物可能是以前时代的孑遗。但是热带地区在气候上是比温带地区稳定的吗？这个论题将在本书后面更为详细地审查，但是尤其从巴拿马史密桑尼研究院（Smithsonian Institute）的保罗·科林沃克斯（Paul Colinvaux）和他的同事的研究[31]已经得出的普遍结论，是热带亚马孙河低地在不久前的时间（最近100万年左右）也是颇较寒冷过的（或许比现在冷5℃或6℃），并且热带森林不能在它们现今的分布区上保持完整。这种气候变化意味着热带雨林无疑被限制在它能覆盖的高海拔分布区，并且作为“冰川”时期寒冷和干旱的一个结果，至少也是部分破碎了。

然而，赤道森林受到的干扰仍然比相应的温带森林少，并且有些区域大概在胁迫时期始终保持它们的森林形式，即使它们的物种组成和植被结构可能的确变化了。研究已经提出，如果它们破碎了，这就能够实际帮助进化和多样化的进程，因为隔离的种群可能在它们的进化中趋异并形成不同的物种，在再次实现接触时不能互配繁育（见第140页）。在这种情况下，气候变化在破碎热带森林上的影响可能增加而不是减少它们的多样性。然而，明尼苏达大学的约翰·克里卡（John Klicka）和罗伯特·M. 津克（Robert M. Zink）从一些美洲鸣禽的分子研究中获得的证据不支持这一观念[32]。进化趋异的时间可以从它们的线粒体DNA的相似性/相异性估计（见第13章），而多数似乎相当于500万年前从共同祖先趋异，在时间上比由最近200万年的冰川时期说明的回推得更远。

因此，得出如下结论是合理的：许多因子都帮助了热带地区的比较高的物种丰富度和较高纬度地区的比较低的物种丰富度，但没有任何单一的解释能说明所有观测到的资料。

生物多样性热点

虽然物种多样性一般具有纬度梯度，但是当我们详细检查该景象，往往证明它更加复杂。举例来说，亚马孙河流域含有约9万个有花植物种，而非洲和东南亚的相等面积才各含4万个。看来有一些区域物种格外丰富，被自然保护者诺曼·迈尔斯（Norman Myers）称为“生物多样性热点”[37]。他原来提出10个热点，大体是在植物多样性的基础上识别的，因为他的论证根据的思想是：如果植被是多样的，其余生物也随之多样。但是正如我们业已在蚜虫的情况中看到的那样，这是不可能完全成立的。图3.15表示非洲植物多样性高的区域与鸟类多样性高的区域比较，能够看到相重叠的区域较少，因此我们不能以为在生物类群之间具有相似的生物多样性的倾向。

迈尔斯原来的工作被发展和扩大了。根据了解得比较好的许多生物类群（植物、哺乳动物、鸟类、爬行动物、两栖动物等），图3.16示出地球上25个多样性最丰富的热点的位置。当我们把所有热点的陆地表面积加在一起，它们只有地球陆地总面积的1.32%，可是它们含有世界上约50%的基于陆地的物种。显然，这些区域必定形成全球自然保护活动的焦点，但是如果我们的注意力仅以它们为限将是一个错误，因为世界物种还有一半是在其他地方的。从人口统计分析[38]中产生的一项令人关注的消息是，超过10亿人（世界人口的20%）生活在生物多样性热点之内。这必定对热点的存在产生严重威胁，尤其因为这些区域有的还存在高速度的人口膨胀。

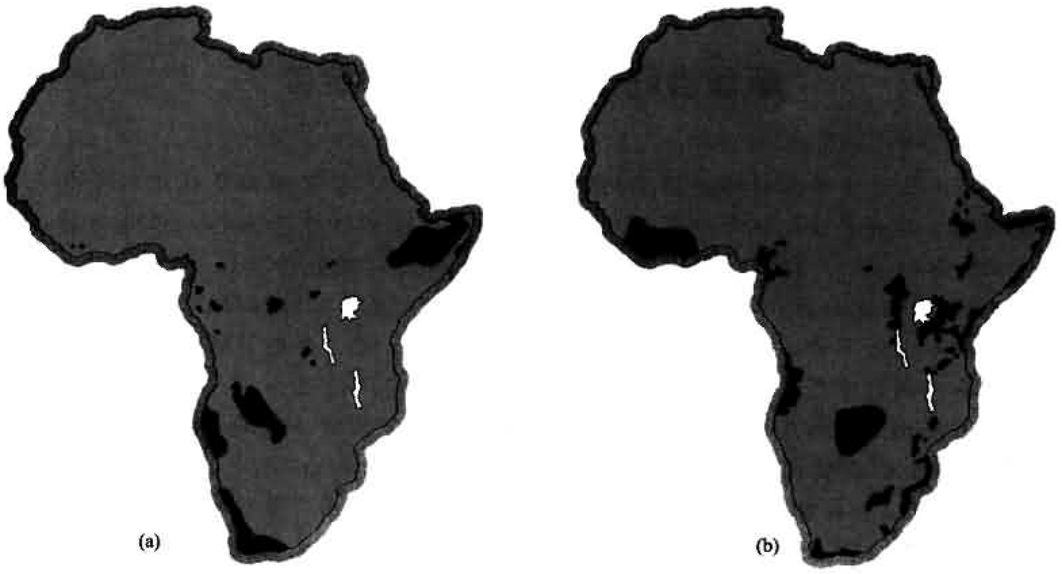


图3.15 非洲的（a）植物物种特别丰富的区域，（b）特有鸟类特别丰富的区域。如图所见，二者不总是对应。

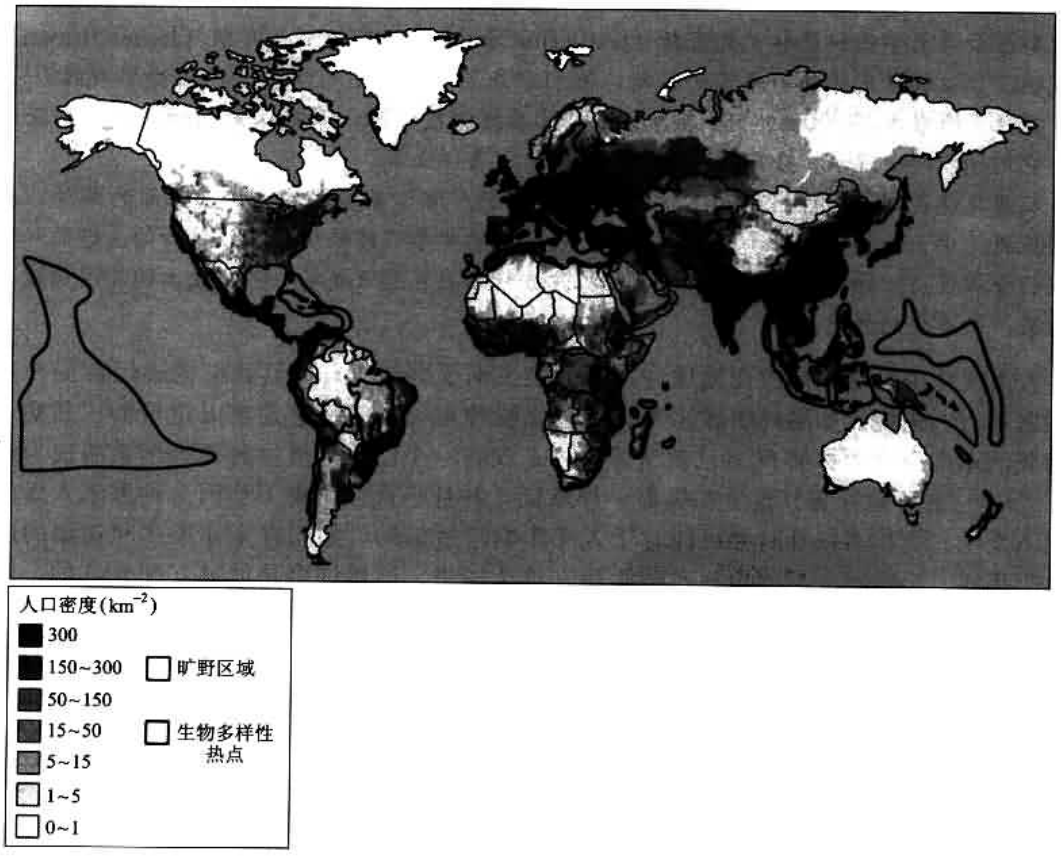


图 3.16 与人类人口密度有关的生物学丰富度异常高的区域（生物学“热点”）位置（自 Cincotta *et al.*[38]）

概念专栏 3.2 拉波波特定律

近年来出现了多样性的纬度梯度问题的进一步探讨，它是根据高纬度的生物比来自低纬度的生物具有更广的地理分布的观察。生物地理学的这个普遍特征最先是由拉波波特（E. H. Rapoport）在20世纪70年代指出的，但是，因乔治·C. 斯蒂文斯（George C. Stevens）的研究结果而变得突出[33]，他拟就了拉波波特定律（Rapoport's Rule）这个术语。现在人们做了许多工作来检验这一概括，总体来说，与热带的物种比较，高纬度的物种展示广阔的地理学分布区、巨大的高度范围和广阔的生态耐性。但是，至于这是否只是在比较北方的纬度（大约40～50°N）出现的局部效应，或者是否它在赤道地区继续适用，是仍旧有疑问的。澳大利亚阿米代尔（Armidale）的克劳斯·罗德（Klaus Rohde）[34]认为拉波波特定律只能局部适用，并且不能应用在热带地区。肯定地，在热带内的效果证据不多。分布区广大的物种在高纬度的出现可能本身是持续的冰川作用影响的结果，冰川作用之后只留下最能适应的物种。认为高纬度的季节波动较大，也将选择广阔耐性的生物。

新墨西哥大学的凯瑟琳·史密斯（Katherine Smith）和詹姆斯·布朗（James Brown）举例说明了拉波波特定律的不平常的推断，他们审查了在海洋不同深度上的鱼类多样性[35]。总体多样性高峰在水深200 m（650英尺）上，然后随深度下降，而较深处的物种有较广泛的耐性，它们也能耐受浅水。分布区狭窄的物种仅限于海洋上层。

拉波波特定律（也许叫拉波波特效应比较好[36]）用作多样性纬度梯度原因的解释，现在受到挑战。由于高纬度物种丰富度比较低，为资源的竞争将比较少，因此物种的生态的和生物地理的分布区将比物种稠密的热带广泛。拉波波特效应可能只是物种丰富度上的纬度梯度的一个结果，而非它的原因。

人类往往因生物多样性在地球许多部分丧失而受到谴责，并且我们的确经常要为这样的损害负责。生境比如雨林的破坏无疑将造成物种丧失，但是这是难以定量的。其实，虽然南美洲东部海岸雨林的90%已被清除，但是没有一个已知鸟类物种作为结果而成为绝灭的了[39]。这并不意味着其他生物类群一样幸运，并且绝灭在将来不会因为种群陷入新的平衡而不发生。生物多样性时常可能对于人类影响是敏感的，如同在东非维多利亚湖的丽鱼科鱼类那样。至少500种丽鱼科鱼类生活在这个湖里，虽然许多是能够互配繁育的，但是它们由鲜明的颜色图案保持分离，它们拒绝接受并不精确符合它们的颜色要求的配偶。但是环湖日增的人类活动引起土壤侵蚀和水污染，使得湖水混浊并且降低鱼的能见度。迷失在这种混水里，鱼类繁育的阻限就可能瓦解，维多利亚湖的鱼类的巨大多样性可能很快丧失[40]。

解释为什么热点是如此的丰富，甚至比解决纬度梯度问题还困难。其实，人们可以在热点里检测普遍的低纬度的集中作用，因此整个梯度问题在这里分明有关。但是进一步的机制仍在起作用。或许这些热点是进化的中心，或者也许它们是从前多样的群落的孑遗碎片。

热点未必是遭受人类影响最少的那些地区。举例来说，在欧洲的地中海地区的情况，那里有伴随着很长的人类活动且有时是十分破坏性的活动历史的高多样性。克里特岛仅仅 245 km 长、50 km 宽（150 英里×30 英里），并且作为一个岛屿已被隔离了大约 550 万年。它至少自大约 8000 年前新石器人类到达以来就支持了人类人口。自从那时气候开始变化并造成了夏季十分干旱的环境发展，并且经历了地震和火山活动的干扰。人类人口的增长，他们对农业用地的需要和他们的集约性畜牧经济，造成了许多原始植被破坏而成为条带[41]。可是，不管所有这些，克里特岛仍存在 1650 种植物，其中 10%是该岛特有的。克里特的化石告诉我们，许多物种在它的现代历史中变成绝灭了，可是它仍旧是物种显著地丰富的岛屿。实际上，地中海气候的区域一般植物物种非常丰富，或许这是高强度的生境类型和干旱与火灾的局部影响的严重性共同导致的一个结果[42]。适度的人类压力可能作为生境多样化的一个结果增加生物多样性，在不到极端密度的范围里，肯定有某些证据表明生物多样性与人类人口密度是正相关[43]。我们将不得不深入钻研地质的和生态的历史，来解释这些热点区域的丰富的和有特色的生物区系，而这将在本书后面研究。

时间上的多样性

我们在地球陆地区域发现的多样性的空间梯度的一些方面，即使仅仅作为碎片，也可以用持续性来解释。为什么有如此之多的动物和植物类型，并且为什么它们可能集中在世界的一定部分，研究在时间上变化着的物种多样性分明是了解上述问题的一个重要方面。长时期（几千万年或几亿年）的研究可以提供十分丰富的信息，但是在一个化石类群里有多少物种往往难以决定，这一缺点不利于这样的研究。然而，人们可以检查一个生境在一个短时期（数十年或者数百年）的物种组成上的变化，这个等级时期的变化称为演替，尤其是如果它们顺着一种可预见的和方向性的发展过程前进的话。

一个简单例子是在阿拉斯加植被跟随冰川后撤的入侵[44]。比较温暖的环境引起冰融化，冰前缘不断后退，在隐蔽的凹坑和缝隙留下裸露的岩石表面和破裂的岩石碎片。这样的原始土壤可能在植物生长需要的某些元素诸如钾和钙方面是丰富的，但是有机物质贫乏，因此它们保持水分的能力非常有限，微生物种群贫乏，土壤结构少和氮水平低。能够在这些胁迫条件下生长的一种植物是弯曲桤木（*Alnus sinuata*）。这是一种生长慢的丛枝树木，它的成功部分归功于它同一种与它的根共生的细菌的关系。这种微生物在桤木根部形成膨胀的瘤状菌落，并且能从大气中取得氮，把它转换成一种氨化合物，以后能（与从桤木光合作用衍生的物质一起）用来构成蛋白质。因此尽管土壤中氮的水平低，桤木仍能很好生长。事实上，由于桤木根的逐渐死亡和枝叶枯落回归土壤，树木的生长增加了土壤中氮的总量，因此使之肥沃。但是这个改变土壤环境的进程最终表示为桤木的倒下，因为它容许了其他并不具备高度适应性的植物尤其是锡特卡云杉（*Picea sitchensis*）入侵。在大约 80 年后，比桤木灌木粗壮和生长快的锡特卡云杉在植被中占优势，并且开始遮盖先锋桤木。于是，正是由于它们的存在，桤木实际上终止了它们自己的命运，并使演替的下一步无可避免。构成演替过程基础的驱动机制叫做“促进作用”，它在植被内保证渐进发育。

在时间进程中演替的过程也导致生物量的积累。这表示在图 3.17，图中能够看到主要乔木物种的生物量在阿拉斯加冰河湾（Glacier Bay）的一场 200 年的演替进程中增加着。桤木（桤木属 *Alnus*）、杨（杨属 *Populus*）和柳（柳属 *Salix*）被锡特卡云杉（云杉属 *Picea*）和栂树（铁杉属 *Tsuga*）取代，并且当桤木仅达到大约 50 t·hm^{-2}的最大生物量时，云杉/铁杉森林就能生长到一个超过 300 t·hm^{-2}的生物量。这样一种生物量的增加自然涉及更复杂的树冠的结构发育，并且正如我们看到了的，动物物种的多样性往往跟随着植被结构复杂性的增加。

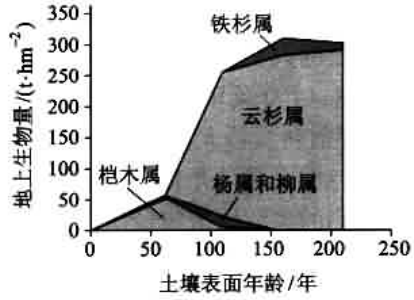


图 3.17 随着冰川后退森林发育时阿拉斯加主要物种组成的变化（用生物量如地上干重表示）。在生物量随着植物群落的演替发育增加时，云杉属（*Picea*）的一个物种的优势建立了。（自 Bormann & Sidle[44]）

举例来说，在热带雨林中由一棵老树死亡或者由风的损害产生的一个间隙，将逐渐由新的植被的入侵和生长来填充。这个过程就像小规模的一场演替，如图 3.18 所示。结构复杂性的发育可以在图 3.19 中看到，图中植物逐渐彼此取代，并且相继产生更复杂的树冠覆盖，这又依次导致多样性在演替过程中增加。

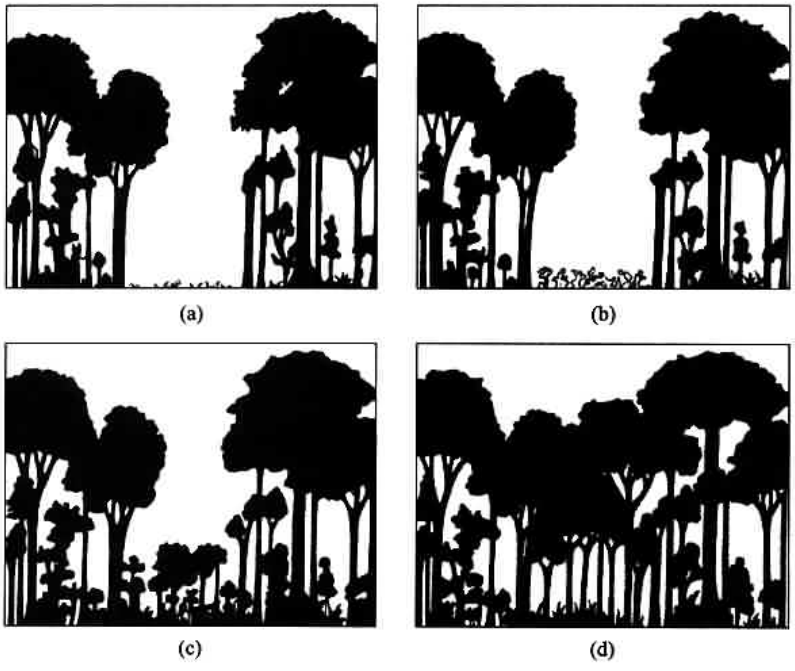


图 3.18 森林中的间隙，由老树死亡或由小灾难比如风吹倒或野火造成，又由幼树重新生长填充起来，往往经过一场不同物种的演替。生境异质性和树冠复杂性是这个过程的一个结果。

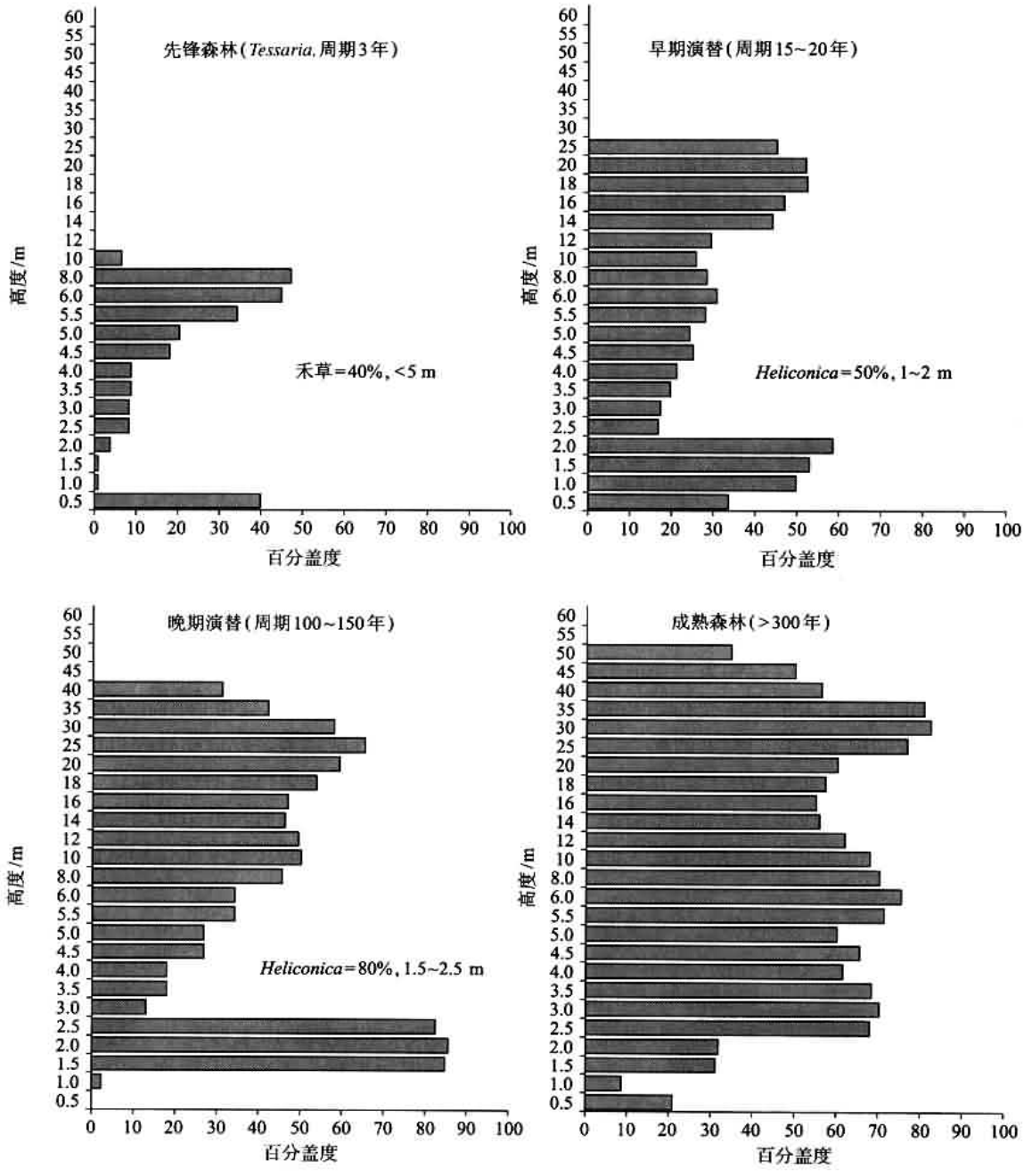


图 3.19　在大约 300 年的时期里一个热带雨林演替发育过程中的树冠概况。树冠结构以地上不同高度的树叶盖度百分比表示。(自 Terborgh & Petren[26])

“多样性”这个词应当小心使用，因为它在不同人的心目中表示不同事情。它传达单位面积土地上物种数量的思想，但这不是多样性的一个适当定义。人们实际上应该把这

叫做“物种丰富度”。因此我们在本章前面讨论的纬度梯度实际上是丰富度而非多样性的梯度。

“多样性”这个术语应该只用于描述动物或植物的数量（或者它们的生物量）在现今的物种中间的分布方式。举例来说，一个群落含有100个个体，属于10个物种，可能有91个个体属于1个物种，而所有其他物种各仅有一个个体。这是一个不如每10个个体属于一个物种的群落多样的群落。可是两个群落有相同的物种丰富度。研究者做了许多尝试去设计一种多样性指标以衡量群落的均匀程度和丰富程度，也许使用最广泛的是克劳德·香农（Claude Shannon）的指数[45]。

在演替的情况下，丰富度和多样性都有随时间增加的趋势，尤其对于动物组分，但是对于植物可能情况不是总这样。在演替的较晚阶段，正如桤木/云杉序列的情况，可能有几个身体大型的物种占优势，这有效地减少了植物多样性。然而在演替的较早阶段，增加多样性似乎一般对动物和植物两者都成立。这可以参考图3.20来说明，图示在一个“旧农田”演替过程中植物种的数目和它们的覆盖面积，这是植被随着农用土地撂荒的发育和它的重新恢复为林地的过程。图中所示的数据来自F. A. 巴扎兹（F. A. Bazzaz）的著作[47]，他在伊利诺斯研究了一块旧农田的演替。它涉及40年的时期，并且显示现今植物物种的数量（丰富度）增加和柱形普遍变矮，表示在群落中占优势的物种比较少，而比较平均地占据着可利用的空间的物种更多。这是表示多样性概念的一种图形方法，在这个例子中能够清楚地看到多样性随演替时间增加着。这里没有明显的优势物种，虽然在后面阶段一个物种开始占了植被总盖度的一个大比例。（注意盖度值表示为对数，它有使这样的优势比较不明显的趋势。）

演替的最后成熟阶段称为“顶极”，它代表一种平衡状态。但是达到总体平衡并不意味着群落是静止的。乔木个体将变得老朽并死亡，细小的灾变诸如风吹火烧可以引起树冠出现稀疏，而这些间隙如同我们看见的那样，由小范围的演替发育占据起来。先锋物种类群的某些成员将找到新的机会而短暂生存，并在间隙内重建它们自己，最后被更持久的物种取代。于是最好把植被的最后阶段设想为不同年龄的个体在始终变迁的状态下的集群，其组成则应答不同物种的机遇到达和其他物种的局部绝灭而变化，并全部被任何更逐渐的环境变化比如气候变化所改变。

在美国东北部，硬材林的一个典型顺序是：俄勒冈桦（*Betula alleghaniensis*）跟着成熟的阔叶山毛榉（*Fagus grandifolia*）的倒下而侵入，随后是糖白槭（*Acer saccharum*），而最终山毛榉重新生长[48]。但是因为不论间隙造成与否都发生森林恢复的这个循环过程，所以“顶极”森林其实由全都处在不同恢复阶段的镶嵌斑块和一些成熟的山毛榉斑块一起组成。因此顶极植被其实是不同年龄的斑块的集合。事实上，这增加了整个系统的多样性，因为植被不是统一的而是非常异质的，并且如果演替发育实际上停止的话，将从一个区域消失的物种有许多在森林的某些空旷处仍然存在。于是，植被发育上时间要素的复杂性，甚至允许更多的物种集中在某一区域。

如果我们回到为什么热带特别是热带森林是物种如此丰富问题，那么我们现在确定了高多样性借以维持的更多方法。森林经常经历来自风暴、局部火烧和河流漫溢和泛滥的干扰，所有这些留给森林一种扰动状态并有助于整体的多样性的积极更新。

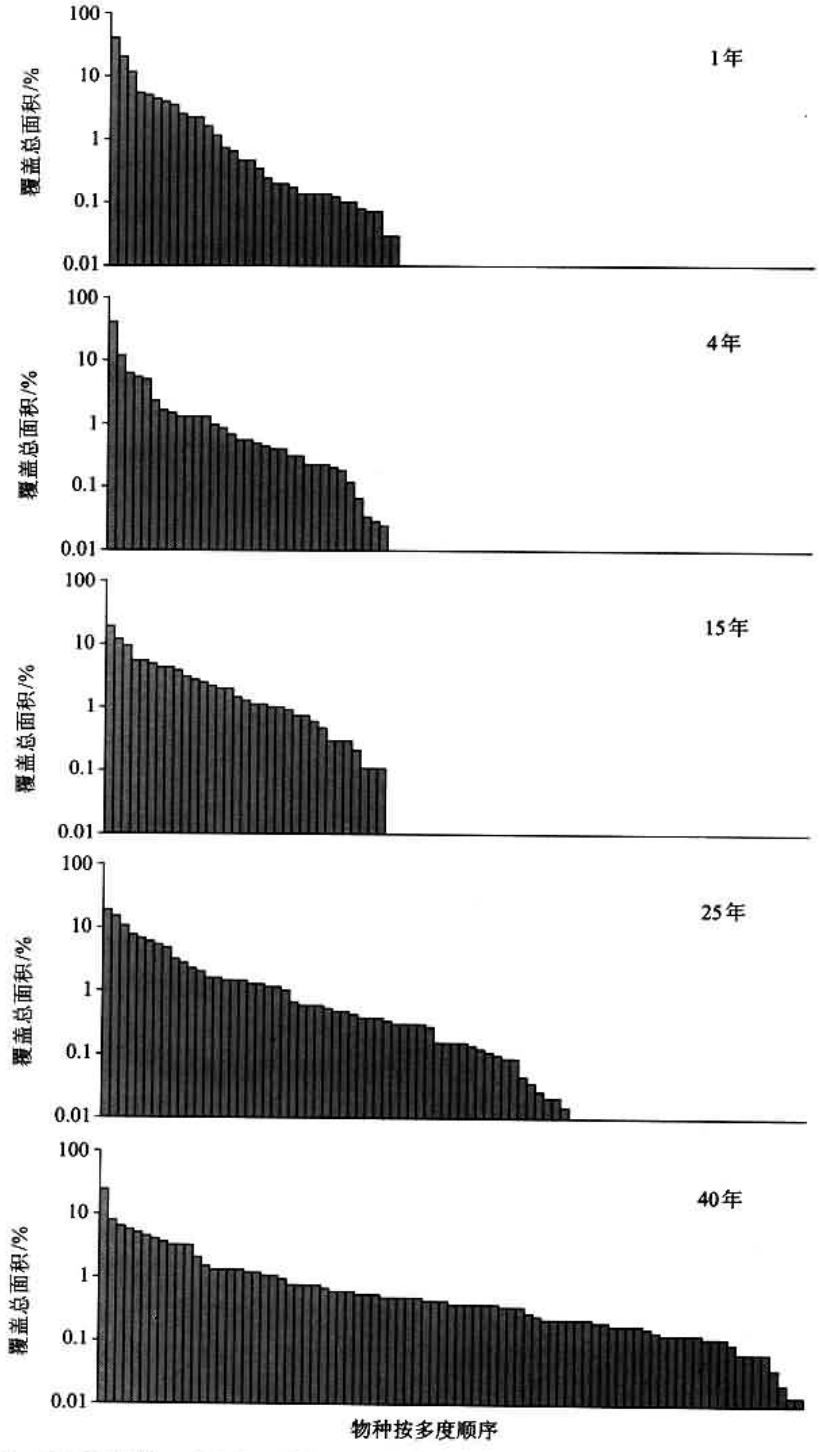


图 3.20 在伊利诺斯一个旧农田演替中增加着的物种多样性。物种按多度顺序排列，多度以对数标尺的覆盖面积百分比表示。(资料来自 Bazzaz[47]，依 May[46])

海洋生物多样性

海洋中生物多样性的格局甚至比陆地的格局了解得还少。对于有些生物类群，诸如双壳类软体动物、腹足类、有孔虫类（微小的浮游有机体，见第12章）和珊瑚，物种数量的梯度和纬度的关系与见于许多陆地类群中的相似，这有良好证据。深海动物中也存在纬度梯度，尤其在北半球，相关证据也在增加。这似乎主要是由于北极动物区系十分贫乏和西太平洋的赤道地区动物区系十分丰富[49]。

然而，海洋王国有许多生物地理学问题与此相关联。例如，为什么南极比北极物种丰富得多呢？在能够回答这样的问题以前，许多研究仍待进行。

解释生物多样性的全球格局是一个需要考虑许多因子的过程。这些因子有的在这里已讨论了，但是对主题的深入理解要求生物地理学的许多其他方面的知识。许多物种是如何能够占据同一生境的呢？什么因子限制个别物种的地理分布区呢？这样的分布区在地球的历史进程中是怎样变化的呢？新的物种怎样进化和它们为什么以特定方式进化呢？如果要深入了解生物多样性的复杂论题，这些是必须面对的问题。

动态的生物多样性

认为生物多样性的格局静止是容易的，但是事实不是如此。虽然热带总是比温带和两极地区物种丰富，但是在地质时间中存在物种的经常变动。物种总是来来去去，并且总是在移动，因此自然界达到了某种平衡状态这一思想可能不是可靠的。有些生物地理学家主张，在时间的进程中选出来的相容物种，形成一个稳定的平衡的群落，这种概念加给自然界的秩序比事实存在的更多。乔治亚大学的斯蒂芬·赫贝尔（Stephen Hubbell）提出物种在它们的多度上以随机的方式变化。他提出了“生物多样性的中性论”（Neutral Theory of Biodiversity），认为物种的集群是随机选择的个体集合[50]。这个建议能够使用计算机模拟建模，并且往往提供对自然界中实际发现的东西良好拟合，尤其对植物，所有植物总是在生态系统中做非常多的相似工作，即从太阳固定能量和从大气固定二氧化碳。它们全都有相似功能这个事实提示，在系统中存在的是哪个物种应该没有关系。我们肯定应当意识到，机遇在决定哪些物种存在于一个生态系统方面起巨大作用，或许作用远比过去了解的大。在另一方面，似乎的确有稳定力量在自然界里起作用[51]，那可以导致（根据植被组成）达到特定的终点。一项使用在北美洲湖泊中保存的层化的花粉粒化石长期的植被变化分析，表明在时间上集群有过大量变异，但是又存在一种变异性因达到一种普遍的稳定性而随着时间下降的趋势。根据（为期超过一万年的）长期资料，这样的结果表明，单是随机力量和中性漂变不能解释群落和群落生物多样性的性质。

然而，机遇可以运作的方式之一是通过在一个群落开始它的发育时获得的初始条件。原始状态的细小差别可以强烈影响群落确立的结果，并因而影响其最后的生物多样性。这微小的初始条件有高度影响的这种思想，变成混沌理论。一枝铅笔在它削尖的尖端上平衡这个例子可以

说明它。笔尖上或者操作者手上任何细微的不完美，将决定铅笔最终向哪个方向倒下。生态系统也一样，很小的机遇事件，比如一种特殊植物的到来，或者某个气候条件组合的出现，都会对最终结果有重大影响。

物种甚至在一个明显稳定的生态系统内仍不停地变化这一事实，可以通过监测这个变化过程来观察。热带雨林是一般被视为既生物多样又物种组成稳定的，但是对中美洲、南美洲北部和亚马孙河流域的森林的观察，全都证明了在这些生态系统的组成内始终进行着变化。特别是木本攀缘植物（藤本植物）在所有这些地区普遍变得更丰富[52]。这些变化的原因和结果二者还都不清楚。它可能是对全球大气或气候变化的反应，或者它可能是物种组成上周期的或随机的变化的一个例子。藤本植物的生长往往损害一些乔木物种的功能，因此从这些地区的未来生物多样性的观点可能证明这种广布的植被变化的结果是重要的。

摘　要

1. 生物多样性意味着地球上全部范围的生物，包括发现的所有不同物种，以及种群和个体之间的遗传多样性和我们的行星上存在的各种生态系统、群落和生境的变异。

2. 我们正在以一种未知的但是加速的速率失去物种。甚至在我们能够了解我们正在多么快地失去它以前，我们就需要更多知道有关地球上各种各样的生命。

3. 地球上存在的物种大概在1 200万和3 000万个之间，但是大约只有180万个物种已经描记。

4. 热带一般是比高纬度物种丰富的，可能是起因于高的生产力和食物可用性，高的生物量和因此复杂的结构，过去的进化格局，通过最近200万年的间歇性寒冷后的生境碎片的残存，以及那些造成演替过程镶嵌的小范围干扰的程度。

5. “多样性”这个术语既涉及物种的数量（丰富度），又涉及不同物种之间数量或者生物量的配置格局（均匀性）。它一般在演替过程中增加。

6. 任何群落的物种组成（和因此的生物多样性）是始终在变化的。机遇在这些变化中可能起作用，但是也有稳定的力量在运作。

7. 人类人口在生物多样性的热点区有变得稠密的趋势。人们在提高生物多样性吗？或者这种交叠是自然保护应关心的事吗？

扩充读物

Gaston KJ, Spicer JI. *Biodiversity: An Introduction*, 2nd edn. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.

Groombridge B, ed. *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. London: Chapman & Hall, 1992.

Hawksworth DL, ed. *Biodiversity: Measurement and Estimation*. London: Chapman &

Hall, 1995.

Huston MA. *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994.

Perlman DL, Adelson G. *Biodiversity: Exploring Values and Priorities in Conservation*. Oxford: Blackwell Science, 1997.

Ricklefs RE, Schluter D. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: Chicago University Press, 1993.

参考文献

1 May RM, Nee S. The species alias problem. *Nature* 1995; 378: 447-8.

2 Wilson EO. *Biodiversity*. New York: National Academic Press, 1988.

3 Erwin TL. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC, eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1983; 59-75.

4 Stork N, Gaston K. Counting species one by one. *New Scientist* 1990; 127 (1729): 43-7.

5 Thomas CD. Fewer species. *Nature* 1990; 347: 237.

6 Pace NR. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science* 1997; 276: 734-40.

7 Holms B. Life unlimited. *New Scientist* 1996; 148 (10 February): 26-9.

8 Fyfe WS. The biosphere is going deep. *Science* 1996; 273: 448.

9 O'Donnell AG, Goodfellow M, Hawksworth DL. Theoretical and practical aspects of the quantification of biodiversity among microorganisms. In: Hawksworth DL, ed. *Biodiversity: Measurement and Estimation*. London: Chapman & Hall, 1995: 65-73.

10 Zettler LAA, Gomez F, Zettler E, Keenan BG, Amils R, Sogin ML. Eukaryotic diversity in Spain's River of Fire. *Nature* 2002; 417: 137.

11 May RM. A fondness for fungi. *Nature* 1991; 352: 475-6.

12 Groombridge B, ed. *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. London: Chapman & Hall, 1992.

13 Morell V. New mammals discovered by biology's new explorers. *Science* 1996; 273: 1491.

14 Wright MG, Samways MJ. Gall-insect species richness in African fynbos and karoo vegetation: the importance of plant species richness. *Biodiversity Lett* 1996; 3: 151-5.

15 Lawton JH, Bignell DE, Bolton B, Bloemers GF, Eggleton P, Hammond PM, Hodda M, Holt RD, Larsen TB, Mawdsley NA, Stork NE, Srivastava DS, Watt AD. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 1998; 391: 72-6.

16 Siemann E, Tilman D, Haarstad J. Insect species diversity, abundance and body size

relationships. *Nature* 1996; 380: 704-6.

17 da Silva W. On the trail of the lonesome pine. *New Scientist* 1997; 155 (6 December): 36-9.

18 Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks TM. The future of biodiversity. *Science* 1995; 269: 347-50.

19 Gewin V. All living things online. *Nature* 2002; 418: 362-3.

20 Collins NM, Morris MG. *Threatened Swallowtail Butterflies of the World. IUCN Red Data Book*. Cambridge, UK: IUCN, 1985.

21 Duellman WE. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Ann Missouri Bot Garden* 1988; 75: 70-104.

22 Currie DJ, Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of tress. *Nature* 1987; 329: 326-7.

23 Blackburn TM, Gaston KJ. A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiversity Lett* 1996; 3: 44-53.

24 Rosenzweig ML. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.

25 Rohde K. The larger area of the tropics does not explain latitudinal gradients in species diversity. *Oikos* 1997; 79: 169-72.

26 Terborgh J, Petren K. Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. In: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR, eds. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*. London: Chapman & Hall 1991; 28-46.

27 Blondell J. *Biogeographie et Ecologie*. Paris: Masson, 1979.

28 May RM. How many species are there on Earth? *Science* 1988; 241: 1441-9.

29 Dixon AFG. *Aphid Ecology: An Optimization Approach*, 2nd edn. London: Chapman & Hall, 1998.

30 Crane PR, Lidgard S. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 1989; 246: 675-8.

31 Colinvaux PA, De Oliveira PE, Moreno JE, Miller MC, Bush MB. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 1996; 274: 85-8.

32 Klicka J, Zink RM. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science* 1997; 277: 1666-9.

33 Stevens GC. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am Naturalist* 1989; 133: 240-56.

34 Rhode K. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Lett* 1996; 3: 10-3.

35 Smith KF, Brown JH. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecol Biogeogr* 2002; 11: 313-22.

36 Gaston KJ, Blackburn TM, Spicer JI. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends Ecol Evol* 1998; 13: 70-4.

37 Myers N. The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *Environment* 1990; 10: 243-56.

38 Cincotta RP, Wisnewski J, Engelman R. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 2000; 404: 990-2.

39 Brooks T, Balmford A. Atlantic forest extinctions. *Nature* 1996; 380: 115.

40 Seehausen O, van Alpen JJM, Witte F. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* 1997; 277: 1808-11.

41 Rackham O, Moody J. *The Making of the Cretan Landscape*. Manchester: Manchester University Press, 1996.

42 Cowling RM, Rundel PW, Lamont BB, Arroyo MK, Arlanoutsou M. Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends Ecol Evol* 1996; 11: 362-6.

43 Araujo MB. The coincidence of people and biodiversity in Europe. *Global Ecol Biogeogr* 2003; 12: 5-12.

44 Bormann BT, Sidle RC. Changes in productivity and distribution of nutrients in a chronosequence at Glacier Bay National Park. *Alaska J Ecol* 1990; 78: 561-78.

45 Spellerberg IF, Fedor PJ. A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' Index. *Global Ecol Biogeogr* 2003; 12: 177-9.

46 May RM. The evolution of ecological systems. *Sci Am* 1978; 238 (3): 118-33.

47 Bazzaz FA. Plant species diversity in old field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 1975; 56: 485-8.

48 Forcier LK. Reproductive strategies in the co-occurrence of climax tree species. *Science* 1975; 189: 808-10.

49 Clarke A, Crame A. Diversity, latitude and time: patterns in the shallow sea. In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press 1997; 122-47.

50 Hubbell SP. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001.

51 Clark JS, McLachlan JS. Stability of forest biodiversity. *Nature* 2003; 423: 635-8.

52 Phillips OL, Martinez RV, Arroyo L, Baker TR, Killeen T, Lewis SL, Malhi Y, Mendoza AM, Neill D, Vargas PN, Alexiades M, Cerron C, Di Fiore A, Erwin T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 2002; 418: 770-4.

已审阅
子居 11-02-25, 17:23

第 4 章　分布的格局

无论动物、植物或者微生物，生物学者必须凭以运作的基本单位都是生物个体。在大多数情况下，这些个体能够被分成我们叫做种或物种的类群，于是种成为合理地可区别的生物类群，它能够在类群内发生互配繁育，并且一般以类群为限（见专栏 6.11）。然而，我们这样说，必须考虑到任何已知物种内可能有相当的变异，既在诸如形状、大小和颜色等可见的特征上，也在可以影响适宜的环境、食物或气候耐性的生理的和生化的特征上[1]。这样的变异可以变得如此有区别，以至于它们作为个体分类的便利系统来进行亚种或宗的描记是合理的。

按照其相似性程度，种可以再被分成更高级的单位，诸如属和科等，但是这样的划分并不总是分明的，而且它们可能并不总是适当地反映生物中间真实出现的差异或者相似性的程度。如今既然分析动、植物的遗传组成是可能的，一些老问题正在尘埃落定，但是别的新问题正在产生。例如黑猩猩的情况，长久以来相信就存在一个种，它可以分成 3 个亚种，一个来自西非，一个来自刚果到尼日尔河的中－西非，第三个来自东非。但是遗传分析表明其图景更复杂，在尼日利亚西部有一个可能的第四亚种，并且有可能与西非的种群是一个全然不同的种[2]。正是这种类型的证据使得人们难以决定地球上到底有多少物种，如同第 3 章讨论的那样。有的生物学家甚至认为，黑猩猩的遗传组成与我们人类这个物种充分相似，有正当的理由把我们与其放在同一个属。这样的争论用来说明现生生物的分类决不是一劳永逸的，它本质上是分类学家们已经创立的，并且随着新的信息的出现而继续不断修改的一个便利系统。

当我们检查生物物种的地理分布时，我们发现没有两个物种是分布区同一的。有的相当密切对应，但是其他的完全不同。当我们使用诸如“分布”和“分布区”等术语时，有关我们考虑着的空间范围，我们也必须小心。在一个既定的地理区域比如不列颠群岛内，两个物种可能是广布的，可是占据不同的生境（诸如林地或草地）。物种甚至可以在一个生境内占据不同的小生境，例如在新西兰森林，人们既可以找到褐几维（*Apteryx australis*），还可以找到一种捕蝇鸟扇尾鹟（*Rhipidura fuliginosa*）。然而，它们占据不同的小生境，几维限制在森林底部，而扇尾鹟则在树冠枝条上。因此在研究分布格局时，（水平和垂直二者的）范围是重要的问题[3]。

分布的限制

无论在地理的、生境的或者小生境的范围考虑物种的分布，它都被该物种不能维持一个种群的区域包围，因为那里物理条件不同或食物资源短缺，不容许生存。这些区域可以看做阻限，如果物种要散布到其他有利但尚未拓殖的地方去，就必须穿越阻限——很像欧

洲移民要到北美洲或澳大利亚开拓殖民，就必须穿越海洋阻限。任何气候的或地形的因子，或者因子的组合，都可能成为生物分布的阻限。例如，运动问题和获得氧气与食物问题，在水中和在空气中是十分不同的，结果适应于陆地生活的生物不能穿越海洋，终将由于淹溺、饥饿、疲惫和缺淡水喝而比例不同地死亡。类似地，陆地则是适应于在海水和淡水中生活的生物的阻限，因为它们需要供给溶解在水里的氧，而不是作为大气的一种气体的氧，还因为它们在大气中迅速脱水。山脉也形成有效的散布阻限，因为对于许多生物而言山脉引起的寒冷极值是太低了。总雨量、水从土壤表面蒸发的速率和光照强度，全都是限制大多数植物分布的关键因子。但是在所有这些情况下，最终的阻限不是对立的环境因子，而是物种本身的生理，它已变得适应有限幅度的环境条件了。因此在它的分布上，一个物种是它自身的进化历史的囚徒。

以棕榈为例，图4.1表示这个植物科的全球分布，能够看到该科物种见于所有热带区域，也见于许多亚热带区域。然而，当人们来到温带区域，比如欧洲，那里能够被看做本土物种的棕榈很少。事实上，欧洲只有两种棕榈是真正本土的。其中之一的矮灌棕（*Chamaerops humilis*）是一个很小的物种，生长在西班牙南部和葡萄牙的沙质土上，向东延伸到马耳他（图4.2）；第二个物种见于一些地中海岛屿，主要在克里特岛。这样一个在热带极其成功和广布的科，在温带地区却未能达到类似的成功。棕榈的实际问题就在于它们生长的方式：它们仅仅在直立的茎的顶部有单一的生长点，如果这被霜损害的话，那么整个茎将死亡。甚至在夏天炎热干燥的伊朗北部的荒漠，椰枣（海枣 *Phoenix dactylifera*）也是难得的风景，因为这些高海拔旱地冬天严寒（图4.3）。塞仁诺棕属（*Serenoa*）的物种在美国达到30°N，而棕榈属（*Trachycarpus*）的物种在喜马拉雅达到2 400m的高度，它们也许是温带地区最成功的棕榈了。但是该科作为一个整体来说，在地理分布上受到它对霜冻敏感性的限制。

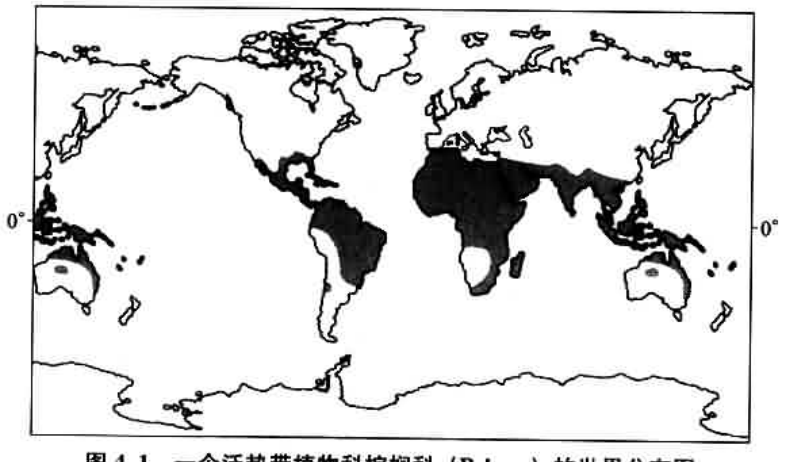


图4.1 一个泛热带植物科棕榈科（Palmae）的世界分布图

有些动植物的分布限制在它们进化了的地区，这些动植物被说成那个地区“特有的”。它们的限制可能是由于散布的物理阻限，如同许多岛屿动、植物的情况（古特有性），或者由于事实是它们仅仅新近才进化了，还没有时间从它们的起源中心散布（新特有性）。

图 4.2 见于欧洲的两种本土棕榈之一矮灌棕（*Chamaerops humilis*）

图 4.3 最北生境位于伊朗的大卡维尔荒漠中的海枣（*Phoenix dactylifera*）

在生境水平上，物理条件或者小气候小范围变异（与气候的地理变异相似，但是在范围上小得多）的和食物分布小范围变异的区域，包围着生物的小生境。这些形成将物种限制到它们的小生境的阻限。例如在朽木上生活的昆虫，通过进化适应了含水量高和温度相对恒定的小生境。朽木提供了昆虫需要的食物即松软木质物质和微生物，又很好地保护它们免遭捕食。在朽木周围的区域就很少或者没有这些合乎需要的条件，而对于许多动物来说，试图离开它们的小生境就将因干燥、饥饿或者被捕食而造成死亡。

超越阻限

不过，朽木的少数居民偶尔做危险的旅行，从一块朽木到另一块朽木去，因为几乎没有什么环境因子会是生物散布的绝对阻限，并且这些因子的有效性大不相同。大多数生境和小生境只有有限资源，在其中生活的生物必定拥有一种机制，使它们能在老的生境资源耗尽时找到新的生境和资源。这些机制往往采取的形式有干燥抗性相当高的种子、抗逆阶段或者（如同朽木小生境的昆虫那样的）飞翔成体。有良好证据说明哪一种地理阻限都不是完全有效的。当生物在地理范围上扩展它们的分布时，可能是它们利用气候或生境分布上暂时的、季节的或持久的变化，这让它们穿越正常封闭它们的阻限。举例来说，不列颠群岛位于大约 220 种鸟类的地理分布区内，但是还有 50 或 60 种作为“偶见种”逗留在这个地区，这些鸟类不在不列颠繁育，但是鸟类学家每过几年就会看到一两只个体[4]。它们的到来有许多原因：有些是在迁飞时被风吹离飞行路线，另一些是某些年当数量特别多而食物短缺时被迫离开它们正常的分布区的。这些偶见种有许多其真正的故乡在北美洲，比如斑胸滨鹬（*Calidris melanotos*），每年看到几只；但是有的鸟来自东亚，比如树鹨（*Anthus hodgsoni*）；甚或来自南大西洋，比如黑眉信天翁（*Diomedea melanophris*）。可能的但不大像真的是，这些机遇旅行者有几只可能恰好在欧洲定居下来，如同环颈鸽（*Streptopelia decaocto*）所做的那样，自大约 20 世纪 30 年代以来，它已从小亚细亚和南亚横越中欧，扩展进入不列颠群岛和斯堪的纳维亚——也许是所纪录的任何现代脊椎动物分布中最显著的自然变化了。这个物种如今在西欧城镇和居民点边缘周围是常见的，并且看来其食物大都依靠农庄和公园中常见的野草物种的种子，以及人类常为公园鸟类投放的面包。可能若干因子已相互作用而容许环颈鸽这种分布区的扩张。20 世纪人类活动的加强，包括环境方面的广泛变化，产生了新的生境和食物资源，并且也可能是气候的细小变化

能对这个物种显著有利。然而，环颈鸽本身的遗传组成没有变化就能够乘机利用这些变化的好处，这被认为是不可能的——或许是一个生理变化让该物种耐受的气候条件幅度更宽，或者利用幅度更宽的食物。它的行为形式也改变了，从大都在建筑物上营巢变到在树上筑巢，这在温带欧洲可能对它有利[5]。

生物可以在一个和另一个区域之间有传播的途径，生物地理学者普遍识别了三种不同类型：第一种途径最容易，叫做甬道（corridor），它可以包括多种多样的生境，因此见于甬道哪一端的大多数生物都会发现不难穿过它，从而在甬道两端的生物区系（即动物区系加植物区系）会逐渐几乎同一。例如，欧亚大陆连结西欧到中国，至少直到最近的冰期气候变化，对动、植物的散布都起了甬道作用。在第二种类型散布途径上，相互连结的地区可能包含的生境种类比较有限，因此只有能够在这些生境中存在的生物才能通过它散布，这样一种散布途径叫做孔道（filter），惟独中美洲热带低地对此提供了良好范例。最后，一些区域被完全不同的环境包围，所以任何生物要到达都极其困难。最明显的例子是广阔海洋隔离的岛屿，而特别适应一座高大山峰、一个洞穴或者一个深水大湖的生物区系，与拓殖者可能从它迁出的最近的相似生境也是极其隔离的。所以这样一种散布机遇是极少的，并且多半是由于有利条件的偶然组合导致，诸如旋风或者植被漂筏，这样一种散布途径叫做险道（sweepstakes route）。它与孔道不仅程度不同，而且性质不同，因为生物穿越险道不能在途中正常地度过它们的全部生活史。这样的生物仅仅在适应穿越路线上类似，那些空中适应诸如孢子、轻轻的种子，或者昆虫和鸟类飞翔，使它们能够在岛屿间散布。因此，这样一个生物区系不是一般大陆区域上的生态整合的、平衡的生物区系的代表性样本，并被认为是不协调的（disharmonic）。

特殊动植物种所表明的一些分布格局的讨论，将表明格局何等复杂多样，并且将帮助强调可以考虑这样的格局的各种范围和水平。事实上，我们能够选取的例子数量十分有限，因为详细研究过分布的物种数量只有很小。甚至熟知的物种在不平常的地方偶然被发现，也不断改变着已知的分布格局，进而要求生物学者改变对这些格局的解释。

有些现存格局是连续的，类群占据的区域由单个地区或者许多彼此紧邻的地区组成，这些格局通常能由现今气候的和生物的因子解释。几种蜻蜓的详细分布提供了良好例子（见后）。其他现存格局是不连续的或间断的（disjunct），占据的区域广为隔离，分散在一个特定大陆上或者在整个世界上。呈示这样一种分布格局的生物是进化孑遗，像木兰类——一度占优势的和广布的一个类群，现在不能同比较新的种类竞争了。其他气候孑遗或者生境孑遗显得受了过去的气候或海平面变化的巨大影响。最后，如同在第8、9章将表明，有些现生类群或许多绝灭类群的间断格局，是一度连续的分布区被大陆漂移过程自然割裂造成的。

一个成功的科：紫菀科

我们需要在地理学和分类学的不同范围上对分布格局采取不同的解释方式，紫菀科（Asteraceae）提供一个有用的例子。紫菀科是极其庞大的（有超过22 000个种），而如果你按分布的区域范围衡量生物地理上成功的话，它是极其成功的。它是一个全球性的科，即

当你在全球范围看它时，全世界到处都见到。事实上，当我们把全球的这个术语用于有花植物时通常都略显夸张，因为有花植物种能够在南极洲定居的很少，甚至紫菀科也没有达到，但是它们在其他所有大陆存在。在该科的进化历史上，分明没有它的地理扩散不可逾越的阻限。

当我们考察世界上紫菀科物种最丰富和多样的那些区域，我们发现这个科（物种）数量最丰富的是热带和亚热带的多山地区、世界的一些半干旱地区和有地中海气候（夏季炎热干燥，冬季温暖湿润）的地区等。紫菀科物种实际上在赤道雨林颇为贫乏。生物地理学者往往在尝试确定一个类群的进化起源时，使用这样的信息。虽然概括了大量信息，但是在比较干旱陡峭的生境，这个科的普遍适应性和十分多样的果实散布体制赋予它们许多优点，它们似乎已经最成功地摆脱高大乔木的竞争。

只从这个科内举一个属千里光属（*Senecio*）为例，我们发现它是大属（约 1 250 种），并广泛分布（全球除南极洲外），在许多方面反映整个科的特点。该属许多成员是有实力的杂草，寿命短、拥有空运果实的有效散布机制、具有对气候和土壤的广泛生态耐性。有些分类学者宁可把这个很大的属分成多个亚属，而亚属之一树千里光亚属（*Dendrosenecio*）在它的形状（图 4.4）和局限的分布格局上都是值得关注的。这个亚属* 只有 11 种，巨大的树千里光有根状茎，木质植株高达 6 m（20 英尺），往往上部分枝，顶端有成簇粗糙的革质叶。在分布上，这个亚属局限在东非，而具体到地理范围，只在东非高山（图 4.5）的竹子和乔木石楠的森林界限之上生活[6]。如果我们从亚属的分类学水平专注到种，我们就发现东非的每一座主要高山都有它自己的树千里光亚属的特有物种类群，在任何一座特定高山上决不多于 3 种。

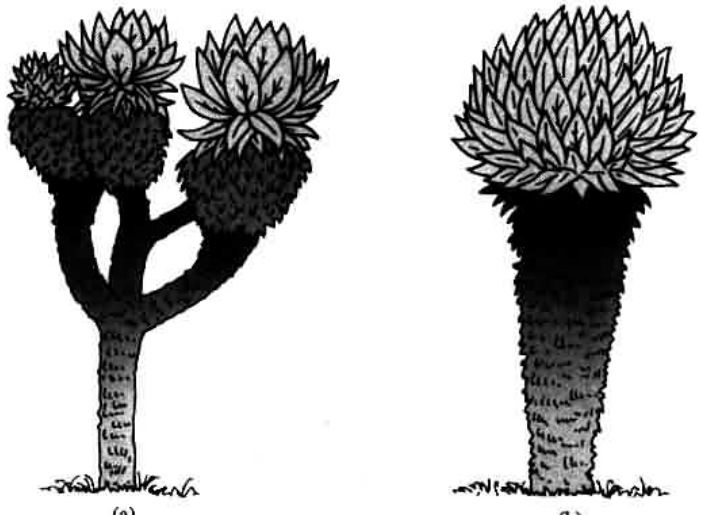


图 4.4　来自东非高山的巨大树千里光［紫菀科（Asteraceae）千里光属（*Senecio*）树千里光亚属（*Dendrosenecio*）］：(a) 分枝类型；(b) 不分枝类型。

埃里克·诺克斯（Eric Knox）在伦敦西郊植物园和杰弗里·帕尔默（Jeferey Palmer）在

* 原文误为 genus（属），应为 subgenus（亚属）——译注。

印第安纳大学，对树千里光亚属物种遗传物质 DNA 的详细分析[7]已经表明，尽管在形状上，比如分枝型式上（图 4.4）与来自别处的巨大的树千里光比较近似是事实，但每个物种与它自己的高山上的相邻物种比与别的高山的物种更加近缘。看来是机遇导致每个山峰的拓殖［梅鲁火山（Mount Meru）是一个例外，它没有巨大的树千里光］，并且在时间进程中机遇入侵者进化成 2 或 3 个物种了。（附带地，涉及的时间不能很长，因为乞力马扎罗山只有 100 万年之久——按地质标准十分年轻。）

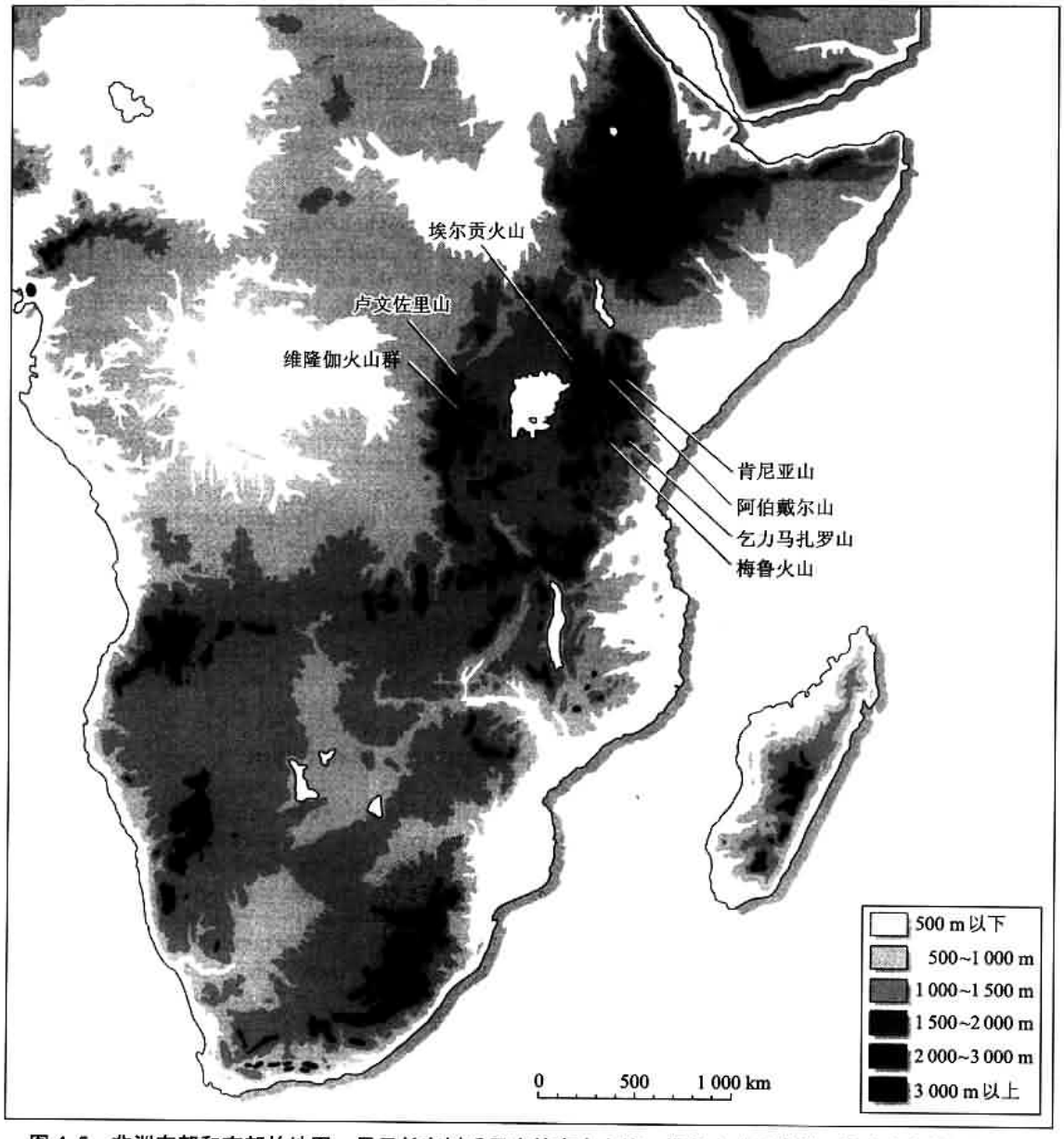


图 4.5 非洲东部和南部的地图，显示长有树千里光的高大山峰。梅鲁火山是例外，没有任何树千里光。

如果我们取低一级的空间范围分析，只在一座高山上考察个别物种，那么更多的因子就在分布格局的解释上起作用了。埃尔贡火山（Mount Elgon，4 300m，14 100 英尺），位于乌干达和肯尼亚之间边界上，维多利亚湖之北（图 4.5），在那里见到树千里光的两个物种，埃尔贡千里光（*Senecio elgonensis*）和 *S. barbatipes*。在这些乔木被发现的一个开阔高山地带，埃尔贡千里光在 3 900m 以下占优势，而 *S. barbatipes* 在此高度以上占优势，因此在高山上它们的分布区里有一种海拔高度的分化。究竟是什么形态特征或生理特征导致这些气候偏爱尚不清楚，并且高山没有详细的气象测量，但是温度因海拔差异，特别是霜冻发生范围，可能是影响两个物种分布的最重要的因子。巨大的千里光受到厚的叶和叶基层的隔离，比大多数热带植物耐受霜冻（图 4.6），在晚上气温降到－4℃时在叶内只降到 2℃。但是个别物种的不同敏感性可能通过种子生产或萌发影响其高度界限。两个物种也可能为空间或某些其他资源彼此竞争（见本章后面的例子）。

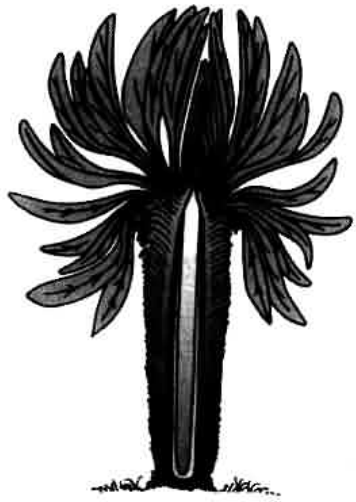


图 4.6　树千里光的纵切面，显示它厚的中心髓，由木质和皮层与死的叶和叶基层一起包围着。这个外层形成一个隔离套，保护活组织免受霜冻。

最后更详细地考察一下埃尔贡千里光在埃尔贡火山高山地带的较低部分内的一个小山谷的分布，我们发现种群在谷底附近最稠密（图 4.7），那里存在一个水渗漏的潮湿区域。物种明显地在这一小生境范围受到更深的潮湿土壤的可利用性的影响，宁要这些而不要高山山坡或山脊上浅薄的、难以蓄水的土壤。

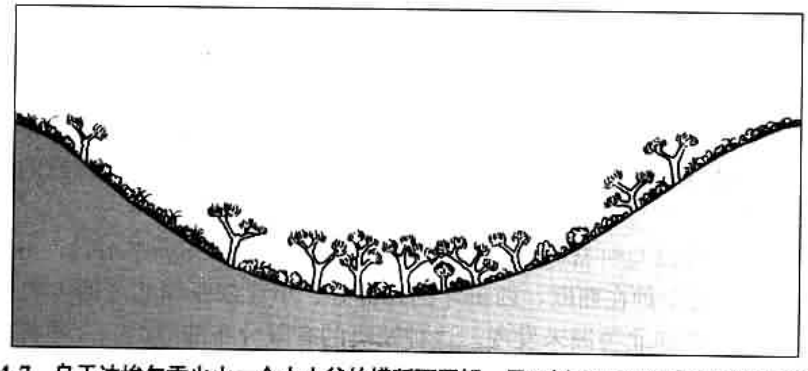


图 4.7　乌干达埃尔贡火山一个小山谷的横断面图解，显示树千里光的密度在谷底比较高。

在紫菀科内分类学水平逐渐降低的这个分布格局分析证明，我们必须诉诸不同因子来解释生物分布格局，这取决于我们所使用的分类学和地理学范围。

蜻蜓的格局

有一群物种的分布至少在西欧十分熟知，它们是蜻蜓目（Odonata）——蜻蜓和豆娘[8]。普通的蓝色豆娘（*Enallagma cyathigerum*）可能是最丰富和最广布的蜻蜓物种之一（图

4.8a)。仲夏，成体围绕着淡水水体飞翔。雌体在沉水植物上产卵，幼虫在一周或两周内孵出。幼虫居住在池塘、溪流和湖泊的底部，以小的甲壳动物和昆虫幼虫为食，直到它们达到17～18 mm大小，那可能要花2到4年的时间，取决于可得到食物的质和量。在达到足够大的五月份或六月份，幼体爬到挺水植物（植根污泥而茎叶露出水面的植物）的茎上，蜕去幼虫皮壳，作为有翅成体出现。蓝色豆娘见于范围广阔的淡水生境，包括静水和流水，虽然它也许在急流中或在淤泥沉积的地方最不常见。这个物种的理想生境大概是相当大的静水水体，漂浮植物丰富。蓝色豆娘见于酸性和碱性两种水体，并且往往出现在盐滩的咸水坑里。所以该物种可以视为有很宽的生态耐性，一般认为是广幅的。

这种豆娘的地理分布也是非常广泛的。在欧洲，大多分布在45 °N和北极圈之间，虽然包括了西班牙的一些潮湿部分，并且还分散在斯堪的纳维亚的北部，但不见于冰岛和格陵兰。这个种还见于北非、小亚细亚和里海周围的少数地方。北极圈以南的亚洲广大地区也落在它的分布区内。在北美洲，大约35°～40 °N以北至北极圈随处可见该种，拉布拉多和巴芬岛除外。种群也出现在佛罗里达州大沼泽地（Everglades）提供的理想生境中，标志了该种向南最远的扩展。这个种宽广的地理分布，几乎肯定是由于它在非常不同的气候中的生态耐性和利用范围宽广的生境的能力。这种类型的分布格局，一条环绕北半球的带，由许多动物和植物表明，被专称为环北的——“环绕北方地区”。这个格局在很不相同的物种中的经常出现，提示两个北部陆块可能一度相连，使一些物种正好环绕北半球散布。

由于蓝色豆娘是如此广布，人们可能要问为什么它不更向南散布。紧靠着它目前分布区南面的亚热带地区——中美洲、北非和中亚的干旱地区，多水的生境相对稀少可能是一个原因。需要长途迁飞才能到达南半球的合适生境，这个物种可能不够强壮（很少有风带能帮助这样的迁飞）。其他物种业已占据更往南的蓝色豆娘能够拓殖的一切生境，这是另一种可能性。那些物种可能比蓝色豆娘更适应它们的生境的物理条件，因而能够成功地同它竞争可用的食物资源，这就可能从这些地区排除该物种。事实上在南半球有豆娘属（*Enallagma*）和一个近缘属*Ischnura*的许多物种，可以料想它们的生境和食物要求与蓝色豆娘相似，单是在南非就至少有豆娘属8个物种。这些解释的任何一个或者它们的组合，将说明为什么普通的蓝色豆娘限制在北半球的高纬度处。

蓝色豆娘的分布，可以与时常叫做红蜻蜓的美丽的血红蜻（*Sympetrum sanguineum*）的分布对比（图4.8b）。这个种在西欧、西班牙的几部分、小亚细亚和北非的少数地方以及里海周围有有限分布，在东亚和北美洲未发现。这种蜻蜓的有限分布的原因，几乎肯定是幼虫有十分严格的生境要求。

血红蜻的幼虫见于静水沟渠和池塘，但是仅仅在生长着某些挺水植物——宽叶香蒲（*Typha latifolia*）和木贼属（*Equisetum*）的地方。不清楚为什么幼虫会有这样严格的要求，因为它以昆虫幼虫和甲壳动物为食，肯定不是植食者，但是离开这些植物的根部迄今从未发现幼虫。血红蜻可以因此描述为狭幅种——生态耐性非常有限的物种。它只能拓殖很少的生境，的确这个事实必然限制了它的分布，但是其他未知的因子也是起作用的，因为有宽叶香蒲和木贼存在的水体也往往不存在该物种。

这两个物种的北方分布可以与王蜓（*Anax imperator*）的分布（图4.8c）对照[8,9]。这个物种的成体长8～10 cm，幼体典型地见于巨大的池塘和湖泊与缓流的沟渠和溪流中。它是贪

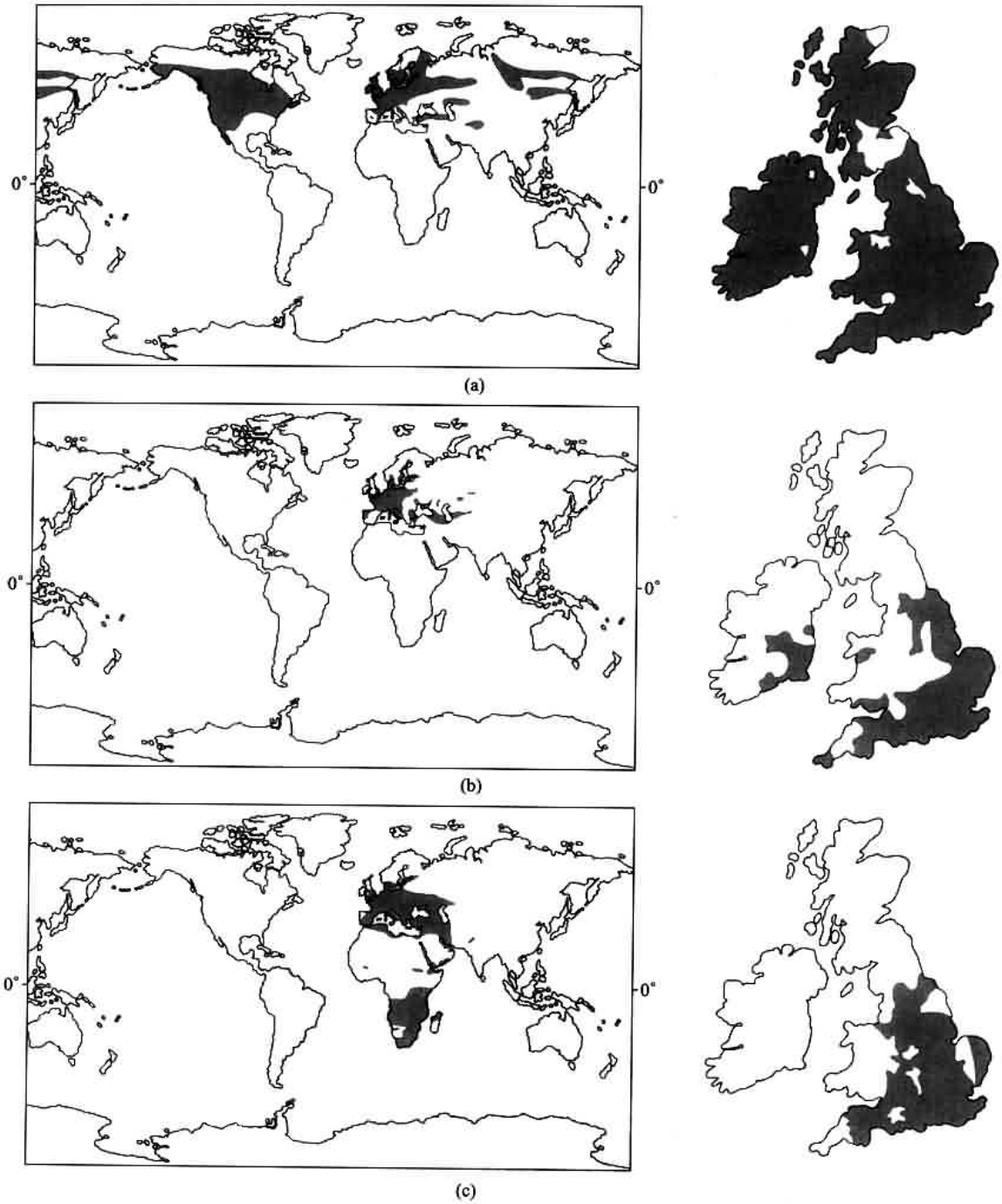


图 4.8 三种蜻蜓在世界范围和在英国和爱尔兰的分布：(a) 蓝色豆娘 *Enallagma cyathigerum*；(b) 血红蜻 *Sympetrum sanguineum*；(c) 王蜓 *Anax imperator*。

婪的捕食者，能够吃大如幼鱼的动物。分布区包括欧洲大约在 40 °N和 50 °N之间的一条带，但是不像另外两个物种那样，它正好分布到北非海岸和尼罗河谷，并且穿过小亚西亚延伸到印度西北部。它甚至越过撒哈拉沙漠散布，下达中非，那里有其合适生境，诸如乍得湖和东非诸湖，并且它见于卡拉哈里沙漠之外的南非大多数地区。（南非的种群或许属于一个与欧洲类型不同的亚种，那是可能的。）

王蜓的分布因此限制在东半球，没有远远伸进亚洲。看来它基本是一个地中海的和亚热带的物种，它的良好飞翔能力和相当宽的生态耐受性，使它得以穿越北非的不利区域，进入非洲南部的新生境。毫无疑问，对王蜓有利的生境的确也出现在其他大陆块（虽然那里当然可能有潜在的竞争者），但是王蜓现在不能达到那里，因为陆地连接位于北方，在那里它的分布似乎受限。

在热带蜻蜓的大多数物种中，幼虫在夜间出水和变态为成虫。在羽化时它们非常娇弱，易受捕食伤害，而黑暗大概提供了某种保护，免得它们被鸟类吃掉。但是变态过程受寒冷温度的抑制，并且许多物种在欧洲的北部迫于夜间低温，它们至少部分在白天进行羽化，其时多被鸟类吃掉。这可能给蜻蜓的许多物种包括王蜓加设一个分布北限，它应该能够解释为什么这个物种不能侵入美洲或者东亚。

木兰：进化孑遗

木兰（木兰科 Magnoliaceae，木兰属 *Magnolia*）有一种十分有趣的现代分布，如图 4.9 所示。在木兰属 80 个左右的物种中，大多数见于东南亚，而余下约 26 个物种在美洲——范围从北方的安大略经过墨西哥下达南美洲北部地区[10]。它们的分布显然是间断的，在此例中被分隔成两个主要的中心区。它们不像棕榈，我们不能简单地通过植物对气候的敏感性解释它们的分布格局，因为相比之下木兰是相当耐寒的，它们在温带区域的北部能够栽培得很好。气候约束也不会解释为什么它们不像棕榈那样见于热带和亚热带中间地区。

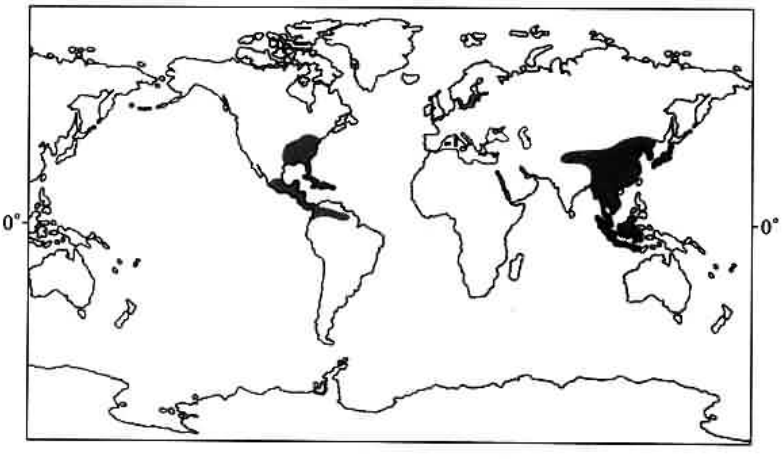


图 4.9 木兰的世界分布图，示间断分布。

要了解的木兰的分布，我们必须考察它们的进化历史。木兰状的叶、花和花粉粒的化石已知来自中生代——恐龙时代。确实，植物学家把木兰科看做有花植物类群中最原始的科之一。对于迅速进化的昆虫，它华美的花是有吸引力的，它们一起协同进化成最成功的一组，昆虫为了食物访问花，在这样做的过程中保证了花粉从一棵植物传到另一棵，于是取得了传粉机会并省去了高度危险的风媒传粉过程。木兰扩散，并且围绕地球的热带、亚热带和温带部分必定形成了一条相当连续的带，因为它们的化石遗存在整个欧洲和甚至格陵兰都发现了。大概长达7 000万年之久，木兰仍然广布，直到最近 200 万年，它们已从像欧洲那样的中间地理区域消失了。

由于木兰是小的、生长缓慢的灌木，而不是比较粗壮和生长快速的乔木物种的有力竞争者，因此在最近 200 万年的气候波动开始扰动它们稳定的林地环境时，它们在压力下死亡，并且在以前的多数分布区内很快变得绝灭。只有在前面所述世界的两个部分，它们作为进化孑遗，能够幸免和存活。

有趣的是木兰科的另一个属鹅掌楸属（*Liriodendron*），它有与木兰属的十分相似的分布，并且很可能有相似的化石历史。但是在鹅掌楸属的情况，只有两个种存活：北美鹅掌楸（*L. tulipifera*）是北美洲落叶温带森林的一个成功组分，而鹅掌楸（*L. chinense*）只存活在东南亚的一个有限地区（图 4. 10）。

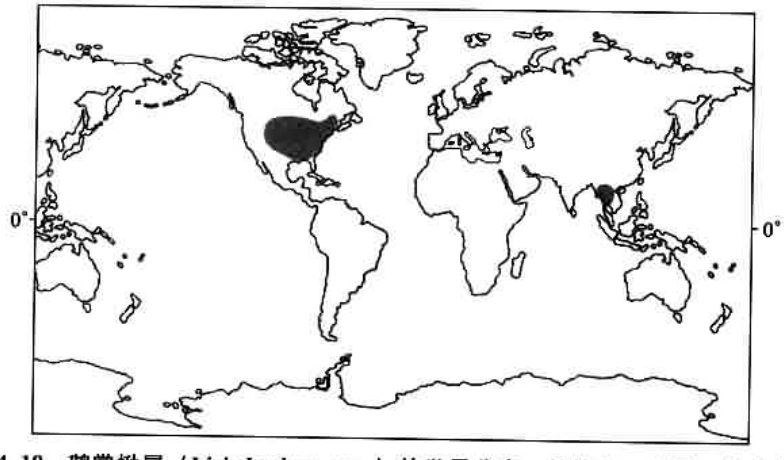


图 4. 10　鹅掌楸属（*Liriodendron* spp.）的世界分布，虽然它一度是一个广布的属，但是现在只有两个物种存活在远隔的地区。

气候孑遗

许多其他物种过去是广泛分布的，受了气候变化的影响，现在只在气候有利的少数“岛屿”里存活。这样的物种称为气候孑遗——它们未必是有漫长进化历史的物种，因为许多大的气候变化很晚才发生。北半球有一个有趣的冰川孑遗物种的类群，更新世冰川时期，向南延伸到北美洲大湖地区和欧洲德国的大冰盖向北后撤（大约在 1 万年前末次冰川从这

些温带地区后撤），改变了它们的分布。那时适应寒冷条件的许多物种分布到了冰盖之南，几乎远达欧洲的地中海。既然这些区域现在已温暖得多，这样的物种在那里就只能在最寒冷的地方生存了，通常在山区的高海拔处，而它们分布的更大的部分远位于北方的斯堪的纳维亚、苏格兰或冰岛。在有的情况下，物种看来甚至在北方变得绝灭了，现在仅由在南方的冰川孑遗种群代表，比如在阿尔卑斯山脉。

冰川孑遗的一个例子是北方等节跳虫（*Tetracanthella arctica*）（昆虫纲弹尾目），这种暗蓝色的昆虫仅长约 1.5 mm，生活在土壤的表层和苔藓丛中，它在那里以死植物组织和真菌为食。它在冰岛和斯匹茨卑尔根的土壤中是常见的，并且也在更西的格陵兰和加拿大北极区的少数地方找到。在这些真正的北极地区之外，已知它只出现在两个地区：在法国和西班牙之间的比利牛斯山脉与在波兰和捷克斯洛伐克边境的台特拉山脉（在靠近喀尔巴阡山脉有隔离种群发现）（图 4.11）。该物种在这些山脉 2000 m 左右海拔的寒带和亚寒带条件发现。难以想像该物种能够从它更北面的主中心拓殖到这两个区域，因为它的分布能力很差（它很快就死于低湿度或者高温度），并且不可能被人类偶然带往那里。这两个南方种群

图 4.11 北方等节跳虫（*Tetracanthella arctica*）和它的分布图。它大多在北方地区发现，但是种群在比利牛斯山脉和中欧山脉存在。这些种群在冰川时代冰盖向北后撤时被隔离在这些寒冷的高海拔处。

存在的恰当解释是，它们是冰川时期一个在欧洲广阔分布的残余。但是令人惊讶的是，不管昆虫学者如何细心寻找，在阿尔卑斯山的高海拔处却不曾发现北方等节跳虫。也许只是不曾注意到它，或者它过去常在那里出现，但自从那时以来它逐渐死光了。这个物种的一个有趣特征是，来自北极和台特拉山脉的跳虫头的两侧都有 8 只小单眼，比利牛斯山脉的则只有 6 只。这提示比利牛斯型自冰期结束以来经历了一些进化变化，而它们与物种的其余部分隔离了，或许它们应当被分类作一个不同的亚种。

冰川孑遗植物的一个例子是小苦艾（*Artemisia norvegica*），一种小的高山植物，现在局限在挪威、乌拉尔山脉和苏格兰的两个孤立产地（图 4.12）。在最后一次冰川及其紧接时期，该植物是广布的，但是由于森林扩展它在分布上受了限制。

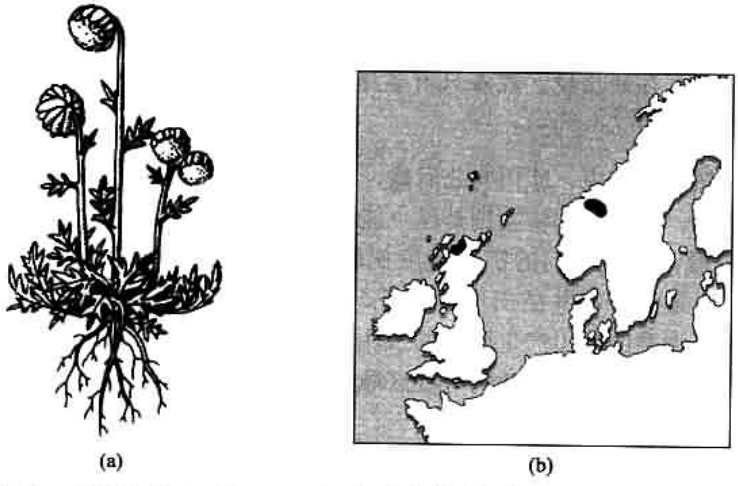


图 4.12　小苦艾（*Artemisia norvegica*）：(a) 植株；(b) 分布图，显示它的有限分布区，仅在欧洲两个山区。

在欧亚大陆大概有好几百种动、植物，都是这类冰川孑遗，并且包括许多与北方等节跳虫相反的、具有十分良好的散布能力的物种。这样的物种之一是雪兔（*Lepus timidus*），一个季节变异的物种（它的毛冬季白色而其余时间淡蓝），它是比较常见的草兔（*L. capensis*）的近亲。这种变色的兔子具有环北分布，包括斯堪的纳维亚、西伯利亚、日本北部和加拿大［虽然许多动物学家认为北美型的雪蹄兔属于独立的种美洲兔（*L. americanus*）］，主分布区的最南部在爱尔兰和英格兰的奔宁山（Pennines）南部，但是有一个冰川孑遗种群生活在阿尔卑斯山，与生活在更北部地区的种群没有重要的性状差别。然而，还有一个有趣的难题——雪兔见于全爱尔兰，繁盛于丝毫不比西欧大陆许多地区更寒冷的气候下。这种兔子为什么不能在世界的许多部分有更广泛的分布，似乎不是什么气候原因，大概是由于它不能与它的近亲——欧洲的草兔和北美洲的美洲兔竞争食物资源和繁育地，从而在许多地方被排斥在外。这种变色兔子的孑遗种群生存在阿尔卑斯山，因为在两个物种中，它能更好地适应寒冷和多雪的环境[11]。

在欧洲的野草莓树可以成为冰川后孑遗的一个好例子（图 4.14）。北美的野草莓树有相当连续的分布，但西欧物种莓实树（*Arbutus unedo*）是间断的，在地中海地区有它的主分布中

心，但是在法国西部和爱尔兰西部也有远离中心的分布。

概念专栏 4.1 被取代的粪甲虫

冰川孑遗的一个显著例子是粪甲虫西藏蜉金龟（*Aphodius holdereri*）（图 4.13）。这种甲虫现在限制在西藏高原高处（3 000～5 000 m，9 800～16 400 英尺），其分布南界在喜马拉雅山北坡。在 1973 年伦敦大学的 G. 拉塞尔·库珀（G. Russel Coope）在英格兰南部的泰晤士河上多尔契斯特（Dorchester-on-Thames）沙坑的泥炭沉积物中，发现了这个物种的至少 150 个个体残骸[12]，沉积时间回溯到末次冰川中期。随后在英国 14 个境位都发现了这个种的残骸，全在 25 000～40 000 年前之间。显然，西藏蜉金龟在那时是一个广布物种，但是气候变化严重地限制了它得到适合生存的生境。现在只有遥远的西藏给蜉金龟属（*Aphodius*）提供它生存必需的极端气候条件。

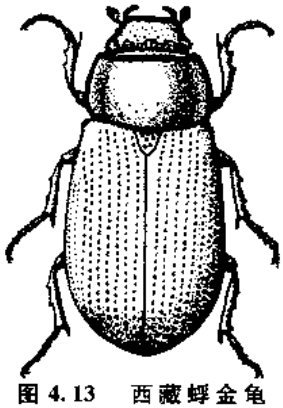
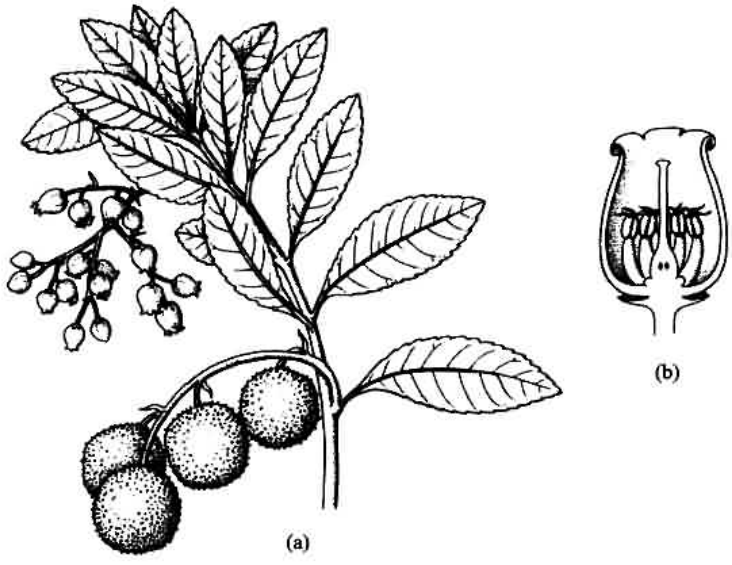


图 4.13 西藏蜉金龟（*Aphodius holdereri*），现仅见于西藏高原的一种粪甲虫。

冰期以气候突然变暖结束，冰川向北后撤，随之是冰期中被迫南迁的动物和植物返回。喜暖的动物特别是昆虫能够迅速向北移动，但是植物的反应比较慢，因为它们的扩展速度比较慢。种子被往北携带，经萌发、生长，最终开花并结出更多种子，在裸露的北地繁生。当这种迁移继续时，消融的冰川产生巨量的水注入海洋，使海平面上升。早期的拓殖者通过陆地连接到达的有些区域，后来被上升的海面分隔。

跟着冰川后撤的时期，西欧的海边必定为南方物种提供了一条特别有利的迁移路线。许多来自地中海地区的喜暖的动物和植物，比如野草莓树，沿着海边向北移动，在英吉利海峡和爱尔兰海上升形成这样的移动的自然阻限之前，远远进入爱尔兰的西南部了。近海洋和墨西哥湾暖流的影响赋予爱尔兰西部一种湿润、温暖、无霜的气候，而这使得在不列颠群岛的其余地方稀少或者没有的若干地中海植物能够在此生存。

像许多地中海乔木和灌木那样，野草莓树是硬叶的，这意味着它有硬的革质叶（图 4.14a）。它具有一种往往与干旱气候有关的植物适应，并且似乎出于爱尔兰西部之外。许多植物物种的开花是由特定的昼长引发的——这叫做光周期现象。野草莓树属（*Arbutus*）在秋末开花，此时夜长增加，而这又是与地中海环境有关的一种适应，因为在这个季节夏季干旱让位给一个温暖湿润期。花奶油色，醒目，呈钟状，有蜜腺吸引昆虫，而在地中海地区它们是由长舌的昆虫比如蜜蜂传粉的，晚秋此类昆虫很多。然而爱尔兰秋季昆虫很少，因此传粉就没有把握了。这样在冰川撤退后不久，野草莓树到达爱尔兰，然后作为海洋上升的结果被隔离在那里。虽然气候自从它最先拓殖以后逐渐变冷了，但是野草莓树属迄今仍能够坚守它自己的阵地，并在它的分布区前哨上生存，尽管它在构造和生活史上有的特征似乎对爱尔兰西部不大适应。



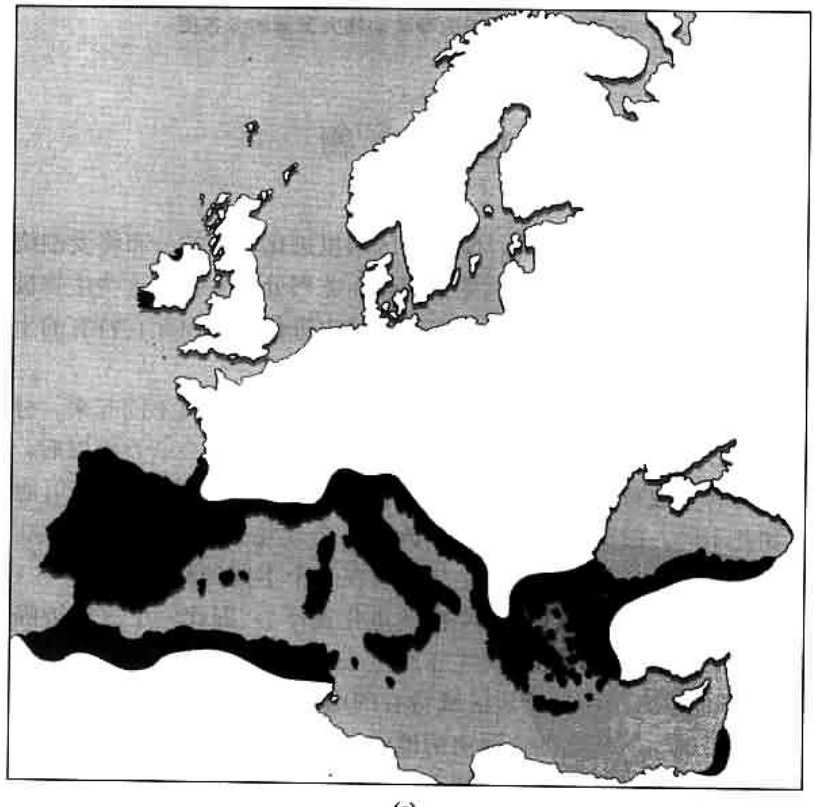


图 4.14 野草莓树物种莓实树（*Arbutus unedo*）：(a) 植物，显示它的革质叶和膨大的果实，果实色红；(b) 花的切面；(c) 它的欧洲分布图，显示一个子遗种群在爱尔兰。

在相对晚近发生的间断的另一个例子是大猩猩（*Gorilla gorilla*）。在西非一个低地热带雨林发现它，但是在非洲的东边它不限于低地森林，也见于大山（图 4.15）。一些动物学家认为两个种群是分立的亚种。据认为，作为过去 200 万年左右中部非洲变化着的植被格局的结果，使种群趋异了[13]。这种间断格局反映在许多非洲的植物和动物的分布上[14]。

图 4.15 一种有间断分布的哺乳动物大猩猩的分布图

特有生物

因为每个新物种生物在一个特殊的、限定的区域里进化，它的分布将受围绕其起源区域的阻限限制。每个这样的区域因此将包含只见于该处而非别处的生物，这些生物被称为是该区域特有的。随着时光流逝，越来越多的生物将在该区域中进化，而由此它特有的生物区系的百分比是一个区域被隔离时间长度的良好指南。

由于这些生物继续进化，它们将渐渐与它们在其他区域的亲属不同起来。分类学家通过给予有关生物比较高的分类学等级是可能识别此点的。这样，例如 200 万年以后，一个隔离区域的生物区系可能只含有少数特有物种。在 1000 万年以后，这些物种的后裔可能与它们在别的区域的最近亲属如此不同，以至于它们可能被放在一个或几个特有属里。3500 万年以后这些属与它们的最近亲的属可以显著地不同，结果被放在一个不同的科里，等等。（当然，涉及的绝对时间会有差异，并且取决于所研究的类群的进化速率。）因此一个区域被隔离得越久，它的特有生物的分类学等级就可能越高，反之亦然。

图 4.16 表示欧洲的许多山脉的特定区域特有的山地植物区系的比例。显然，所示山脉越在北面，特有植物区系的比例就越低，而南面地中海的高山有较高的比例[15]。

由于最近 1 万年日益变暖，山地植物像上述冰川孑遗，现在分布区已有限。北部山脉特有种可能比较贫乏，是因为那里的局部冰川作用比较剧烈，有些生存在更南面的物种变得绝灭。在另一方面，南面山脉的丰富度可以由以下事实解释：北部山地区段间地理阻限较不严峻（距离较近，没有海洋阻限），因而山地植物区系的迁移和共有就比阻限很多的南部更为可能。

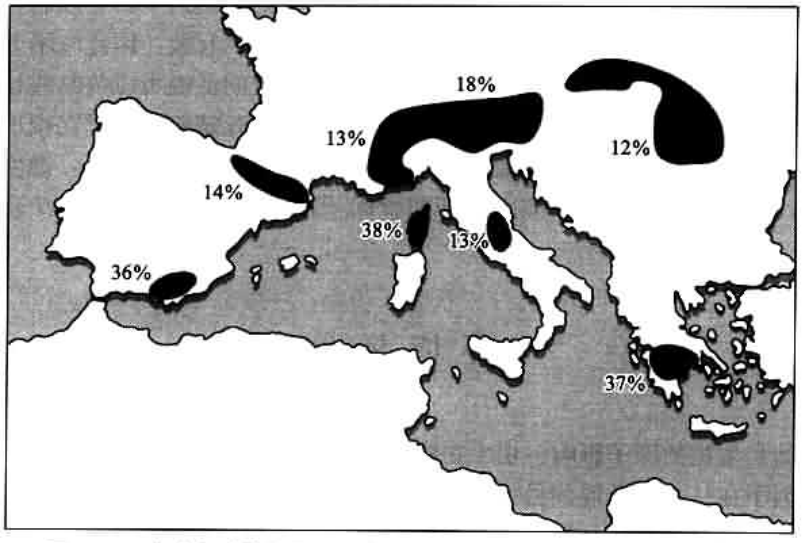


图 4.16 南欧山脉的植物区系中特有植物的百分比（自 Favarger[15]）

一般有两个主要因子影响一个区域的特有性程度，它们是隔离和稳定性。因此，隔离的岛屿和高山往往是特有性丰富的。气候长期稳定是相当稀少的，但是仍有证据表明地球的有些部分比别处稳定。例如墨西哥的夸特罗·谢内加斯（Cuatro Ciènegas）盆地，从采自该区域的湖心花粉的证据判断，看来在最近 4 万年此处植被都保持十分稳定（见第 10 章）。这个盆地特有生物也是丰富的[16]。这种“化石特有性”叫做古特有性，与新特有性成对照，新特有性在还没有机会超越它们现今的阻限扩展的新物种的进化过程和世代中，由新近的波动造成。

加利福尼亚是新特有性丰富的，包括像耧斗菜属（*Aquilegia*）和克拉花属（*Clarkia*）那样的植物属，正经历着迅速进化。然而，加利福尼亚的植物区系丰富度是地球上有地中海型气候的许多地区典型的——包括地中海流域本身、智利、南非南端和澳大利亚的西南端。许多论战围绕着这些地区的植物区系丰富度（亦见第 222 页），并且很可能是林火复发的悠久历史为此创造了条件，在这些条件下，植物的小的隔离种群多样化了，进而导致物种的高密度，其中许多具有有限的分布[17]。

自然限制

一个物种的地理分布区并不总是由存在阻止它进一步扩散的地形阻限来决定。往往一个物种的分布是由环境中的一个特殊因子决定的，它影响物种生存或者适当繁殖的能力。环境中的这些限制因子包括物理因子，诸如温度、光照、湿度和干燥度，以及生物因子，诸如竞争、捕食和合适食物的有无。本章其余部分将比较详细地描述这样的因子影响生物的方式。

可是，首先必须了解“限制因子”这个术语的含义。使一个物种在它的环境中生活、生长

或者生殖比较困难的任何东西，都是该物种在那个环境中的限制因子。要限制，这样一个因子无须对一个物种必然是致死的，它只要能使其生理或行为不大有效，因此它不大能繁殖或与其他物种竞争食物或者生活空间。举例来说，我们前面提到夜间低温可以为某些蜻蜓的分布设定北限。在北部地区的比较南面部分至少温度不是低得直接杀死蜻蜓，但是在夜里低得足以迫使其白天羽化，但白天它们比较容易受捕食鸟类的伤害。因此在这种情况下，温度这个限制因子并不直接运作，而是与一个生物环境因子即捕食因子连接。许多其他限制因子以相似方式起作用。

环境梯度

许多物理的和生物的因子影响一切生物物种，但是每个因子都可以看做一种梯度。例如，温度这个物理因子在从一端低温到另一端高温的范围影响物种，从而构成了一个温度梯度。这些梯度在一切环境中存在，并且影响各个环境中的一切物种。如同前面看到的，不同的物种对环境因子的耐性不同，不是广幅的（生态耐性）便是窄幅的（生态非耐性），但是每个物种只能在各种梯度的多少有限的一个部分上有效地发挥功能。在这个最适范围内，物种能够生存和维持一个大的种群；超过范围，朝向梯度的高低两端，物种就越来越受到生理胁迫——它或许还活着，但是因为不能有效地发挥功能，只能维持小种群。这些梯度区域是由物种对环境因子的耐性上下限界定的。超过上下限，物种便由于条件过分极端而不能生存。个体在该处也可能短期生活，或者会死亡，或者会很快逃往比较有利的区域（图 4.17）。因为与其他生物的竞争性相互作用，一个物种不可能在野外完全达到它的可能分布。当处在生理胁迫的条件下时，物种容易死于这样的竞争。

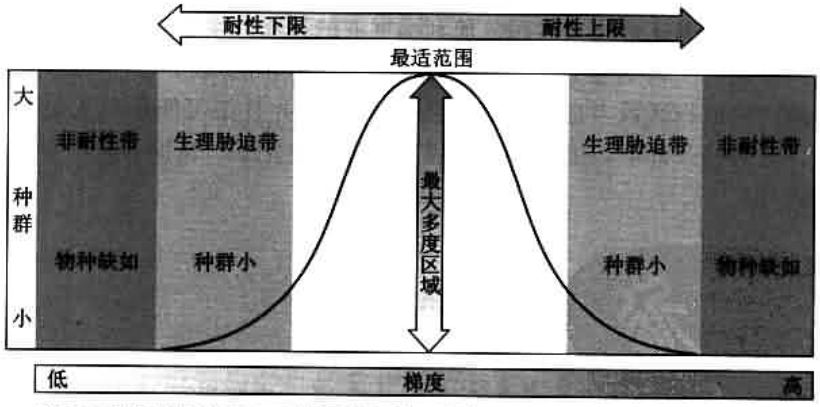


图 4.17 一个动物或植物的物种在它的环境中依一个物理因子的梯度维持种群多度的模型图

灰棒芒草（*Corynephorus canescens*）在中欧和南欧是广布的，在不列颠群岛和斯堪的纳维亚南部达到它的北限（图 4.18）。J. K. 马歇尔（J. K. Marshall）调查了可能有助于维持其北限的因子，他发现开花和萌发都受低温的影响[18]。这种禾草寿命短（大约 2～6 年），所以靠产生种子来维持它的种群。因此任何干扰它开花或者萌发的因子，都能够限制它在竞争状况下

的成功。在它的北限，夏季的低温延迟它开花，结果是种子脱落时夏季业已过了。在温度低于15℃时种子萌发减慢，而在10月以后实验播下的种子存活率十分可怜。这可以解释它在欧洲的北限为什么与7月均温15℃的等温线如此吻合。然而其他因子也必定在起作用，以阻碍它在不列颠的中部和南部传播。

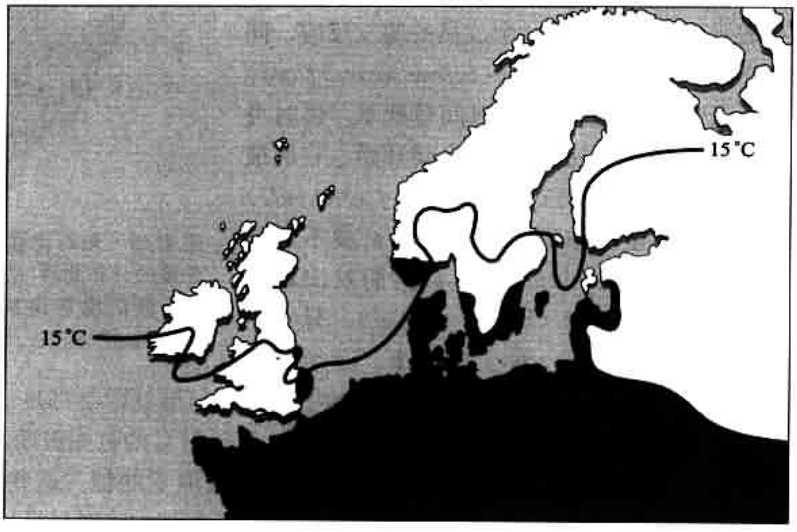


图4.18 灰棒芒草（*Corynephorus canescens*）在北欧的分布（暗区）及其与七月均温15℃等温线的关系（自J. K. Marshall[18]）

概念专栏4.2 鸟类有它自己的限制

甚至能动的动物，像鸟类也可能有它自己与温度联系密切的分布，如同北美洲东部和中部的一种候鸟东菲比霸鹟（*Sayornis phoebe*）的情况那样。分析美国奥杜邦学会（National Audubon Society）鸟类学者在圣诞节期间采集的资料，生态学家特里·鲁特（Terry Root）能够针对气候条件检验这种鸟类的冬季分布[19]。她发现东菲比霸鹟的越冬种群局限在美国一月平均最低温度超过−4℃的部分。这种鸟类的冬季分布区与这条等温线的密切对应（图4.19）大概与这种鸟类的能量平衡有关。温血动物比如鸟类，在维持其高血液温度上耗费大量能量，而在寒冷条件下它们以这种方式损失大量能量，因而必须吃更多。特里·鲁特发现鸟类一般并不占据低温迫使它们的静止代谢率（即它们的能量消耗）以一个大于2.5的因子升高的地区。在东菲比霸鹟的情况下，在温度降到−4℃时达到这个临界点，因此这种鸟类不能占据更冷地区。其他鸟类有不同的温度限制，因为它们在热量产生和保存上有不同的效能，但是它们似乎仍然在升高其静止代谢率上按一个大于2.5的因子划定界线。

许多植物的种子适合于特定的萌发温度，而这往往与萌发时盛行的环境条件对该物种最适宜有关。英国的伦敦西郊国立植物园（Kew Gardens）的P. A. 汤普森（P. A. Thompson）

设计了一种仪器调查温度对萌发的影响[20]。仪器有一根金属棒，一端保持在－40℃，另一端在3℃，中间是一个温度梯度。要检查的几组不同物种的种子沿着棒放置，保持湿润，记录各组50%种子萌发所需的天数。结果表达在图形上，U形曲线的最低点表示最适萌发温度。

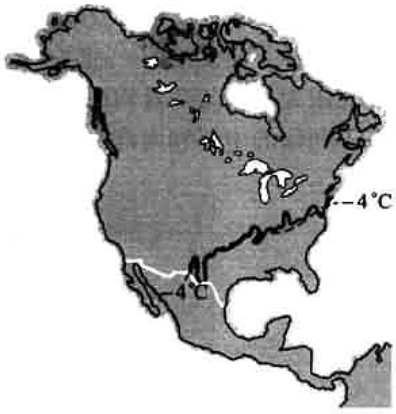


图4.19 东菲比霸鹟12月/1月在北美的分布北界（实线）与－4℃的1月最低温等温线（虚线）比较（自Root[19]）

在图4.20中表示了蝇子草科的3个成员的萌发反应，同时有它们的地理分布区。侧花蝇子草（*Silene secundiflora*）是一个地中海物种，因此它的最适萌发时间是秋季，那时炎热干燥的夏季已经过去，凉爽湿润的冬季将要开始。它的最适萌发出现在大约17℃。布谷鸟花（*Lychnis flos-cuculi*）出现在欧洲整个温带，那里冬季寒冷，是对生长最不利的时期，因此在春季萌发可以得到好处。其最适萌发出现在大约27℃。第三个物种粘蝇子草（*Silene viscosa*），是一个东欧草原物种。侵入开阔草原是一种见机行事，必须抓住给它提供的每个机会，因此对于为生存空间而斗争的植物，任何温度限制都是一种不可接受的限制。所以广泛的温度耐性是一种长处，粘蝇子草种子在11～31℃的范围里萌发良好。

在大多数植物中，光合作用的最初产物都是一种含3个碳原子的糖，这些植物称为C_3植物。然而，在有些植物中有一种辅助机制在起作用，二氧化碳在其中临时结合成一种4碳化合物，后来在叶子输导组织束周围的特殊细胞中馈入常规的固定过程[21]。这些所谓C_4植物出现在有花植物的不同科中，大多来自热带和亚热带地区。一些重要的热带农作物物种比如甘蔗就是C_4植物。

由于种种生物化学的原因，C_4机制在高光强度和高温条件下是最有利的，在低光强度和低温条件下可能不利。J. R. 埃林格（J. R. Ehleringer）计算出两个系统的相对优点和缺点，在纬度大约45°N像北美大平原那样的一个区域里大致均衡（图4.21）[22]。如果调查北美洲不同地点的禾草中间C_3和C_4物种的比例，就会发现C_4系统在40°N以南的大多数地区占禾草的50%以上，在该纬度以北则少于50%（图4.22）[23]。禾草物种之间的相互竞争作用，因此导致其选择最适合于任何给定地点需要的光合作用机制。见于临界线以北的那些C_4物种往往伴有对它们有利的特殊环境，例如它们在温度最高的暮夏生长速度最快，而C_3物种在春季和初夏比较凉爽的条件下生长最好[24]。由于气候现在正暖和起来，观察C_3和C_4光合作用的生物地理学优点的平衡是否改变并导致一些物种的分布格局因此变化，那将是有趣的。

植物中的C_4光合作用系统是一种对付高温和强光照的机制。它的最大优点之一是它获取二氧化碳分子的效能，这意味着它不需要气孔（叶孔）为气体交换而长时间张开，于是水分损失有限。然而，在另一种生态系统中即浅水池沼，这种碳获取方式的效能高度有利，在那里溶解的二氧化碳的扩散比在大气中慢得多。在阳光灿烂的一天，光合作用可利用的碳在水环境中可以耗尽，而在这样的环境下启动获得碳的C_4方法的酶系统是十分有用的。乔恩·基利（Jon Keeley）[25]研究加利福尼亚的季节性池沼，发现了栖居在这样的场所的许多植物采用C_4光合作用系统，或者另一种密切有关的，但缺乏C_4的解剖学复杂性的，叫做景天酸代谢系统

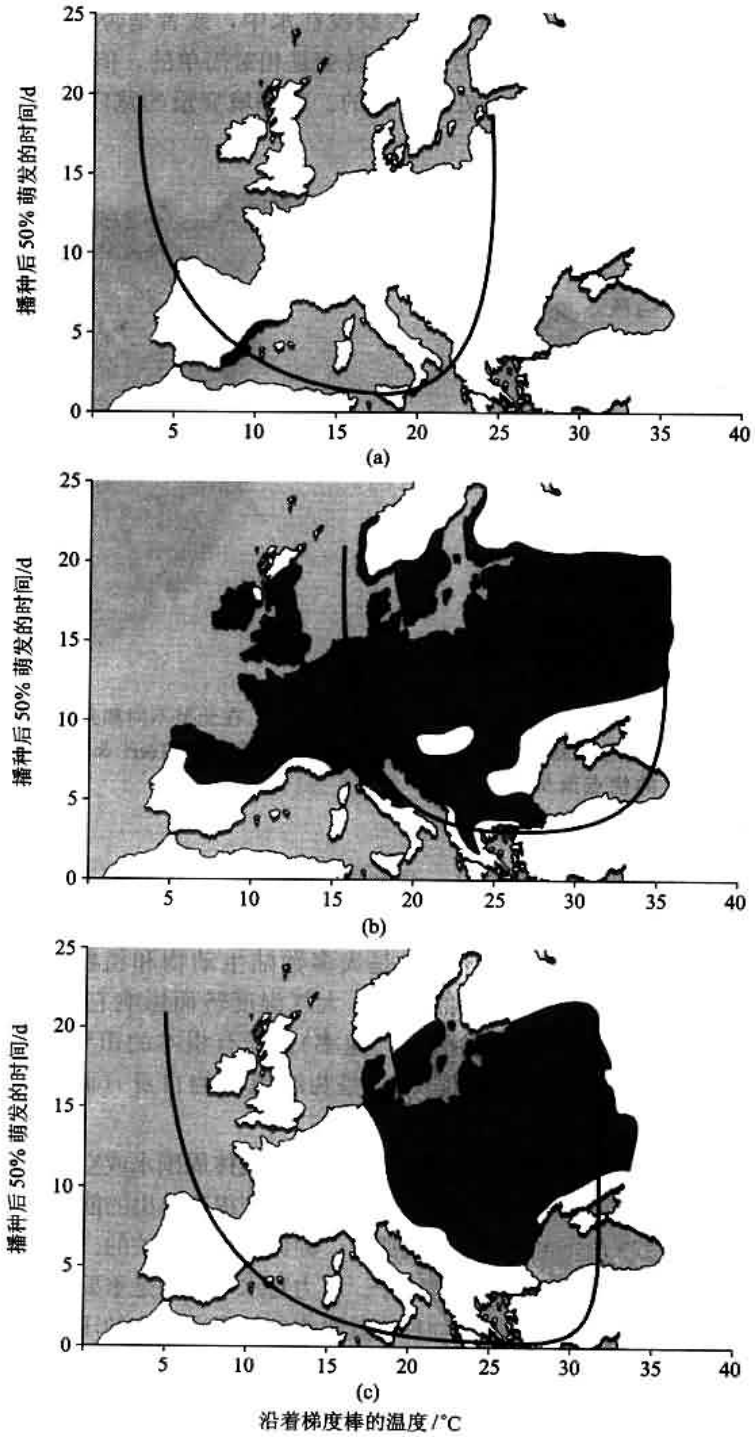


图 4.20 蝇子草科植物的 3 个成员的分布图，同时有它们对温度的萌发反应：(a) 侧花蝇子草（*Silene secundiflora*）；(b) 布谷鸟花（*Lychnis flos-cuculi*）；(c) 粘蝇子草（*Silene viscosa*）。(自 Thompson[20])

(CAM)。此外有一些植物，能够按照生境是否浸没在水中，或者是否转换成陆地生境，从一种光合作用系统切换到另一种系统。生物化学的转变是相对简单的，但是在为变化着的环境条件下竞争的植物提供适应性上获得的好处是巨大的。对环境变量的宽广耐性对生物非常宝贵，尤其在那些变量易受突然变换时。

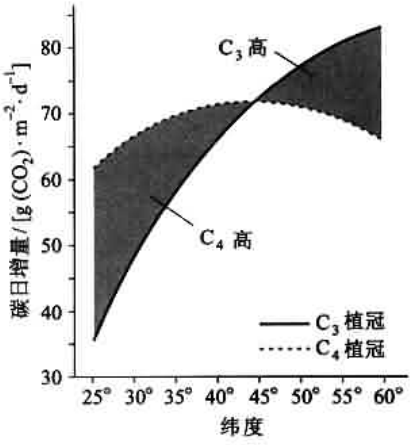


图 4.21 7月北美大平原的一个纬度范围里 C_3 和 C_4 物种的光合作用预测水平。在纬度高于 45 °N时 C_4 的优点消失。（自 Ehleringer[22]）

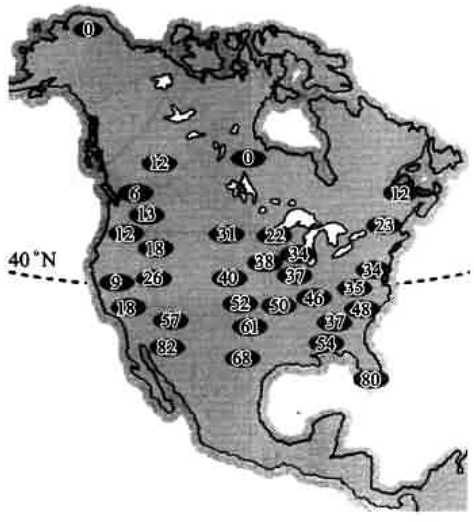


图 4.22 在北美不同部分的禾草植物区系中 C_4 物种的比例（自 Teeri & Stowe[23]）

虽然因为对有机体代谢速率的影响，温度成为最重要的环境因子之一，但是环境中许多其他物理因子也是限制因子。整个一族因子是与环境中存在的水分总量有关的。水生生物显然需要水作为它们存在的基本介质，但是大多数陆生动物和植物也受到生境中湿度或者干燥度限制，并且往往也受大气湿度的限制，大气湿度转而影响它的“干燥指数”（或者更精确地说，影响水从土地和从动植物蒸发的速率）。光有根本的重要性，因为它为绿色植物在光合作用中固定碳水化合物提供能量，于是为绿色植物自身（而最终也为一切其他生物）提供了能量。

光的昼夜变动和季节变动也调节许多动物的活动。有机体周围水或空气中氧气和二氧化碳的浓度也是重要的。大多数动物和植物通过呼吸作用从食物获得释放出的能量，为此氧气是不可缺少的，而二氧化碳用做植物光合碳水化合物的原料，因此是生命攸关的。环境的许多别的化学因子也是重要的，对植物而言特别是土壤化学因子。压力对水生生物是重要的，深海动物尤其适应在高压下生活，而在比较浅的水里生活的物种，其组织容易受这样高的压力损伤。

在海洋环境中，海水的盐度差异影响许多生物，因为许多海洋生物体液的盐度和海水几乎相同（约 35‰）——它们的身体组织适合在此浓度下有效发挥功能。如果它们浸没在盐度比较低的介质之中（例如在河口），水就流入它们的组织，这是由于一种叫做渗透的物理过程，在此过程中水从一种盐的稀溶液穿过一层膜进入浓溶液。如果有机体不能控制水进入它们的身体，体液就泛滥成灾，它们的组织就不再起作用。在阻止海洋生物侵入河流，或者淡水生物侵

入海洋并穿过海洋扩散到其他大陆方面，这个盐度问题是一个重要因子。

在河口，盐度在空间和时间上变动。由于海水倒灌变少，河口到海洋的距离影响盐度。但是因为潮汐的影响，在某一既定地点盐度又将依时间不同。甲壳动物钩虾属（*Gammarus*）见于河口，但是按照盐度环境的性质由不同物种代表（图 4.23）。每个物种有它最适宜的一组盐度条件，但是也有它的分布限制，这种限制是由它耐性降低以及在新的条件下有更有效的其他物种与之竞争共同造成的。

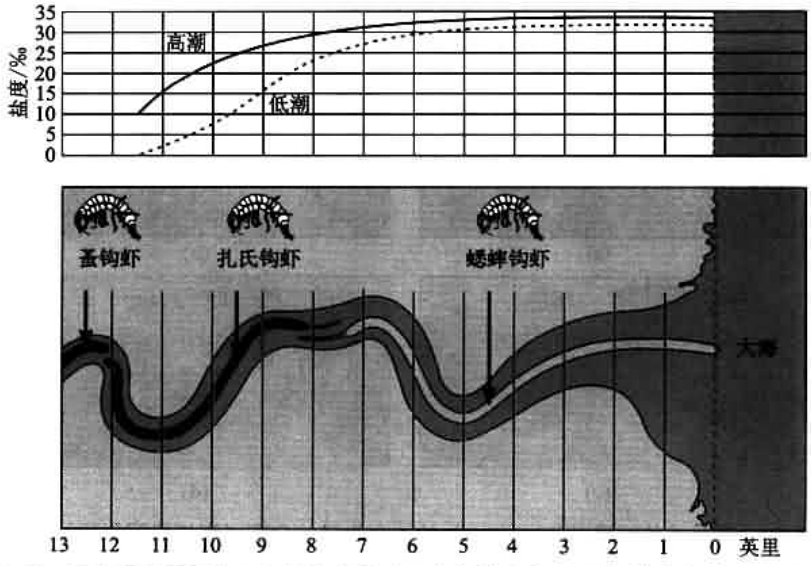


图 4.23　甲壳纲端足目的 3 个近缘物种在一条河的分布，同水的含盐浓度有关。蟋蟀钩虾（*Gammarus locusta*）是一个河口物种，见于盐度不低于 25‰的地区；扎氏钩虾（*G. zaddachi*）是一个盐水耐度中等的物种，在离河口 11～19km（8～12 英里）的河段中发现，盐度平均约 10‰～20‰；蚤钩虾（*G. pulex*）是一个真正的淡水物种，出现在根本不受潮汐或盐水影响的河段[26]。

自然界如同我们看见那样，不是由一组环境因子的格局组成，而是包含了种种变化因子的复杂格局。由于这个缘故，一切生物都有一个耐度范围，在这个范围里它们能够应付它们经历的环境。有的物种对特定的因子有宽广的耐度范围，而另外的有狭窄的耐度范围。我们可以问个问题：两种选择哪种比较有利，并将导致生物更加成功呢？但是答案不是简单的，因为它取决于环境和物种两方面。一个高度特化的物种能够在狭窄的环境限度内有效地开发若干资源，在它能够有效地与其他物种竞争并且生存的意义上，可能是成功的。然而一个有宽广耐度的物种将会有能力应付较大变化的生境，它可能技术上不如狭窄耐度的物种有效，但是它能通过利用对它敞开的范围更宽广的选择来补偿。因此，我们一般可以预料广幅物种将比相应的窄幅物种地理分布宽广。

凯文·加斯顿（Kevin Gaston）和约翰·斯派塞（John Spicer）[27]在他们对钩虾属（*Gammarus*）多个物种的研究中审查了这种关系。他们考虑了可比较的成对的物种。例如扎氏钩虾（*G. zaddachi*），正如我们看到的那样，是一个河口物种，有能力耐受一个范围的盐度。一个相似的物种杜氏钩虾（*G. duebeni*），更耐受盐度变异，甚至出现在岩石水坑中，那里炎热环境的

蒸发可以导致高盐度，雨水又可以导致盐度很低。当我们检查它们的全球分布格局，正是比较耐受的这一物种杜氏钩虾有最大的分布区，它在大西洋两岸都被发现，而扎氏钩虾局限于北欧和冰岛。相似地，当我们检查一个严格的海洋物种蟋蟀钩虾（*G. locusta*），并且拿它与另一个海洋物种海洋钩虾（*G. oceanicus*）比较，我们发现比较耐受的海洋钩虾也有最广的地理分布区（图 4.24）。因此，如果我们用它的地理分布区测度一种生物的成功，至少就钩虾属的物种而论，那么耐受性宽广的物种似乎更有利。“行行都做”（jack-of-all-trades），正如加斯顿和斯派塞说的那样，是“行行都行”（master-of-all），而不是“行行不行”（master-of-none）。

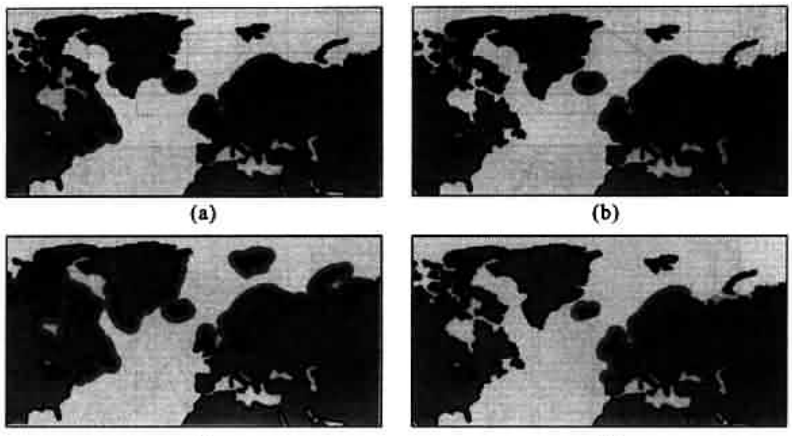


图 4.24 端足类钩虾属（*Gammarus*）的 4 个物种的分布（海岸线阴影区）：（a）杜氏钩虾（*G. duebeni*）；（b）扎氏钩虾（*G. zaddachi*）；（c）海洋钩虾（*G. oceanicus*）；（d）蟋蟀钩虾（*G. locusta*）。（自 Gaston & Spicer[27]）

因子的相互作用

任何物种的环境都由一系列极其复杂的、一切生物的和物理的因子相互作用的梯度组成，并且这些因子影响物种的分布和多度。物种的种群只在影响它的环境梯度的有利部分重叠的那些地区生活。落在这个有利地区之外的因子是对该环境中的物种的限制因子。

在生物的环境中各种各样的因子之间的相互作用，有的可能是十分复杂的，而生态学者难以解释，或者实验学者难以研究。这是因为一系列相互作用的因子对一个物种的行为和生理，可能比任何单独因子都起更极端的作用。举一个简单的例子，温度和水分强烈地相互作用在生物上，因为高温和低温两者都减少环境中水的总量——高温引起蒸发，低温引起冰冻——但是很难发现生物是受热或冷影响还是受缺水影响。类似地，以阳光形式的光能对生物施加巨大影响，因为它在光合作用上和视觉上的重要性，但是它也有对大气和对表面的热效应，因而升高温度。所以在自然环境下，往往几乎不可能明确在许多可能限制因子中哪个对特定物种的分布主要负责。

潮虫（潮虫或鼠妇，甲壳纲等足目）的两个物种生活在亚利桑那州南部很干燥的生境中，是环境因子相互作用的复杂性的一个有趣例子，美国生态学家 M. R. 沃尔堡（M. R.

Warburg）在他的工作中对此做了研究[28]。一个物种寻常卷甲虫（*Armadillidium vulgare*），主要见于草地和密灌丛林地，并且也广泛分布在北美洲和欧洲的相似生境中。另一物种亚利桑那蓝卷虫（*Venezilla arizonicus*）是一个略微稀少的物种，局限在美国西南部并见于很干旱的乡下，那儿有石质土壤、稀疏的仙人掌和刺槐植被。沃尔堡考察了这两个物种对 3 个环境因子——温度、大气湿度和光的反应。他的实验技术包括使用一个简单装置选居室（choice chamber）或者适宜度测试器（preferendum apparatus），动物可以放在装置的一个受控环境因子梯度中。动物的行为，特别是它们移动的方向和速度，然后能够用来提示它们发现最满意的是梯度的哪个部分，这称为这些特殊动物在这个特殊梯度中的适宜度。沃尔堡这种试验光、温度和湿度对潮虫相互作用的方法是经典途径，分别分离各个因子的效应，然后在全部可能组合中一次试验 2 或 3 个因子。例如，他可以设置冷热之间的温度梯度，并试验动物对此反应。他或者以低湿度（干燥）的整个梯度，或者以高湿度（潮湿）的整个梯度，或者以梯度的热端干燥而冷端潮湿，或者以冷端干燥而热端潮湿来试验动物的反应。然后他可以通过把各种情况依次暴露在恒定照明、恒定黑暗或者梯度一端黑暗另一端照明之中，试验光在这 4 种情况的效应。这样的工作极其费时，需要十分耐心。这和汤普森种子萌发的工作相似，但是容许若干因子组合的检查。

沃尔堡发现，一般寻常卷甲虫适宜低温度（大约 10～15℃）、高湿度（相对湿度 70%以上，即空气 70%为水蒸气所饱和），趋光稍弱。这与已知的该物种的生境和习性——生活在相当湿润凉爽的地方，白天活跃——非常一致。另一方面，亚利桑那蓝卷虫适宜比较低的湿度（大约 45%）、比较高的温度（20～25℃），一般避光。这又与该物种的生境非常一致，因为它生活在相当干燥温暖的地方，夜间活跃。然而，物种的反应存在变化，并且当显露在比较极端的条件下时变得较难解释。例如，在高温（35～40℃）时，不论在光照之下还是在黑暗之中，寻常卷甲虫倾向于选择比较低的湿度。这个行为的可能解释之一是，在这样的高温下，只有水蒸气能够从体表散失而降低体温时，物种的生理过程方能维持，水蒸气则在湿度越低时散失越迅速。亚利桑那蓝卷虫如果暴露在很高的湿度下，它的正常反应改变。那时它即便处在光照之下，也倾向于往比较干燥的环境移动。沃尔堡得出结论：对于这两个物种，光实在不是重要的生理因子，而多半是作为一种“信号刺激”，是哪里可以找到最适的湿度和温度条件的一条线索。对于生活在干燥或干旱生境的亚利桑那蓝卷虫，黑暗表示可能存在它喜爱的高温度和低湿度；对于寻常卷甲虫，在它的比较凉爽潮湿的或者湿地生境中，除了在最暴露的情况下，很少有失水的危险，并且这个物种可能对光相对地不在乎。

沃尔堡的研究说明，甚至甲壳类那样相对简单的无脊椎动物，对它们的环境的物理因子的反应也是非常复杂的。如果还分析动物环境的生物因子，如食物和敌害的话，图景就更复杂起来。例如，在加利福尼亚的另一项寻常卷甲虫的研究表明，该物种对不同类型的食物（主要是各种类型的死植物）表现出十分强烈的偏爱，并且这些也影响它的分布。

知道一个物种的物理要求可能有重大的经济意义，尤其在一种动物或植物要从世界的一个部分运到另一个部分去时。举例来说，澳大利亚的金合欢树是有用的，因为它们有许多能够在炎热干燥的条件下生长，并且能够在世界的干燥地区为人类种群提供木头燃料这一宝贵资源。但是金合欢有许多物种，并且各有它自己独特的气候需求。澳大利亚堪培拉的特里弗·布思（Trevor Booth）和他的同事根据物种在澳大利亚分布的分析，尽可能多地以材料说明了这些需求[29]。然

后分析了打算引进金合欢树的地区的气候，产生了选定对特殊地区理想的金合欢树的计算机匹配模型。这节省了在老式的试误风格的林业中浪费的许多金钱和精力。图 4.25 表明澳大利亚与津巴布韦引进金合欢树的建议地点气候最相似的部分。对这样的需求匹配最好的是全丝金合欢（*Acacia holosericea*），它的分布地图清楚地与这种气候需求十分密切地对应。

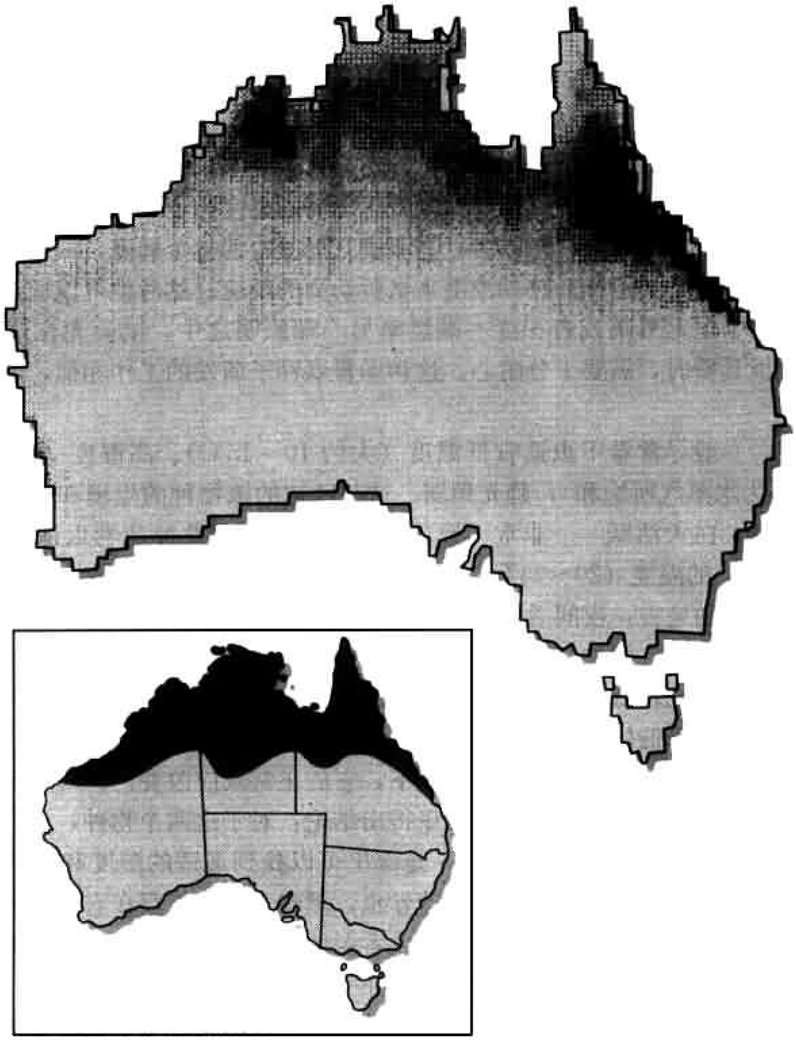


图 4.25 计算机分析澳大利亚的气候来确定一个地区，它与计划引进金合欢物种生产木头燃料的津巴布韦卡多马的气候最相似。方框内是与气候需求似乎匹配的物种全丝金合欢（*Acacia holosericea*）在澳大利亚的分布格局。（自 Booth[29]）

物种相互作用

物理因子在决定许多动物和植物的分布上显然起一种重要作用，但是生物彼此也相

互作用，并且这也能在地理分布区上放置约束。一个物种可能严格倚赖另一物种为食物，正如可能限制于以单一植物为食的一些蝴蝶的情况，或者一种寄生虫可以限制于一种寄主的情况。一些物种或许不能拓殖一个区域，因为某些有效捕食者或寄生虫在那个区域存在，或者因为一些其他物种业已在那里定居，并能够更有效地为一种是必需的特殊资源与其竞争。这些都是生物因子，而它们往往负责把一个物种的地理范围限制在它的潜在的自然分布区内。

当一个物种因另一个物种的存在而无法占据一个区域，这称为竞争排斥。这种一个物种被另一个物种驱逐的现象，在自然界并不总是容易观察到的，但是占据西欧和北美东北部岩石海岸的藤壶物种中，有它发生的例子。成体藤壶牢固地附着在岩石上，并且通过从涨潮进入的水中过滤浮游生物摄食。两个常见的物种，斑点小藤壶（*Chthamalus stellatus*）见于恰在高潮线下的海岸上部地带，袋状藤壶（*Balanus balanoides*）占据着一条宽得多的地带，从斑点小藤壶的地带之下直到低潮线。两个物种的分布重叠不超过几厘米。生态学者 J. H. 康奈尔（J. H. Connell）分析了这种情况[30]，他发现当斑点小藤壶的幼体在海洋里终止它的自由游动生活并固定营生时，遍及在平潮线以上的海岸上部。袋状藤壶的幼体定居在高潮线到低潮线之间的整个地带，包括斑点小藤壶成体占据的区域。不管幼体分布的重叠格局，两个物种成体的不同分布是两个不同的过程造成的。一个过程在海岸上部地带实行。幼小的袋状藤壶被从这个地带消灭，因为它们不能在长久干燥环境中和在低潮时暴露的极端温度中生存。斑点小藤壶比较耐晒而存活。袋状藤壶坚持在岩石较低部，因为它们并不暴露如此之久，而这里斑点小藤壶的幼体被来自幼小的袋状藤壶的直接竞争所消灭。这些藤壶生长快得多并且盖住斑点小藤壶幼体使其窒息，或者甚至把它们撬离岩石。康奈尔也对这些物种进行了实验，并且发现，如果从岩石的一条带上剥去成体袋状藤壶，并且防止它的幼体定居，那么斑点小藤壶就能拓殖整条长度的岩石带，直到低潮线。这证明袋状藤壶的竞争是把斑点小藤壶的分布限制在海岸上部的主要因子。

这个例子是相对简单的一个，因为只涉及两个物种。在大多数动物和植物群落中许多物种相互作用，而这使得分出物种之间相互作用的全部景象极其困难。解决问题的一条途径是从群落中拿掉一个物种并观察其他物种的反应。J. A. 西兰德（J. A. Silander）和 J. 安东诺维奇（J. Antonovics）[31]在北卡罗来纳的盐土沼泽群落中试了这个方法，他们去掉了所选择的植物物种，并且记录了群落中存在的其他植物哪些扩展进入这个物种留下的空间（图 4.26）。他们发现了大幅度反应。一个禾草物种毛乱子草（*Muhlenbergia capillaris*）的除去，造成 5 种其他植物的同等扩展，提示禾草是在与许多其他物种竞争。然而在枣褐飘拂草（*Fimbristylis spadiceae*）的情况下，其除去仅导致一个别的植物物种伸展网茅（*Spartina patens*）扩展。除去网茅属（*Spartina*）的交互实验相似地导致飘拂草属（*Fimbristylis*）充分利用新机会而扩展。在这个例子看出似乎只有两个物种为特殊生态位竞争。

然而，物种以这种方式的选择性除去是有点人为的，并且可能造成物理环境的扰动，改变生境的真实性质，因此它只能给解释群落中物种的关系提供一种初步的引导。

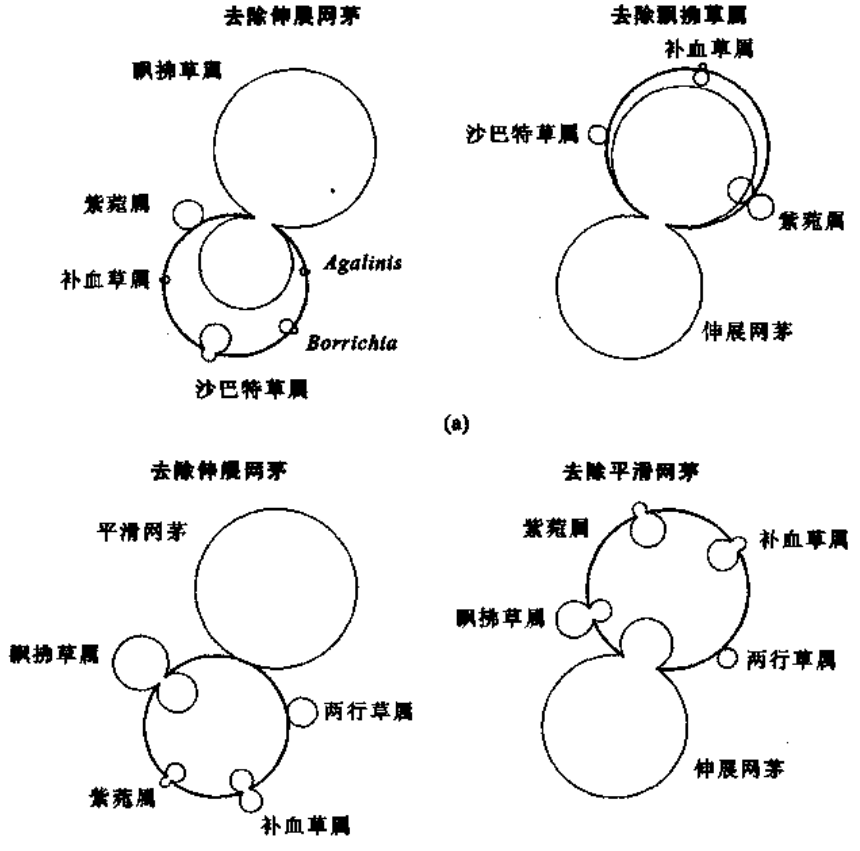


图 4.26 从盐土沼泽群落去除单个植物种的效应说明图。圆圈大小代表植物物种的多度，而粗圆圈指的是已除去的物种。挤进粗圆圈的圆圈表示不同物种对扰乱的反应。(a) 高沼泽生境，伸展网茅 (*Spartina patens*) 的去除主要造成飘拂草属 (*Fimbristylis*) 的扩展，而飘拂草属的除去造成网茅属 (*Spartina*) 的扩展。两个物种显得是在竞争中，并且效应大致是交互的。(b) 低沼泽生境，网茅属的两个物种占优势。伸展网茅的去除不引起其他的网茅属物种的反应，而平滑网茅 (*S. alterniflora*) 的除去就造成伸展网茅的一定扩展。这里的竞争不是交互的。(自 Silander & Antonovics [31])

入 侵

传播的能力对一切生物都是重要的。一个物种的成功可以部分用它的地理分布衡量，并且移动进入新的区域的能力是为了达到这个需要的属性之一。生境可能改变，或者丧失，因此一个物种必须有能力移动到更合适的生境。气候可能变化，那时物种将需要改变它们的分布区以应付新的条件。这往往涉及克服可能显得不可逾越的物理阻限。例如，苔藓和蕨类可能显得没有什么长距离散布的希望，因为其大多数是相对小和很静态的。然而，两者都表现出产生孢子的世代交替，并且这些孢子是灰尘般大小，通常直径小于 30 μm，因而能在空气中被携带几千千米。有些蕨类和许多苔藓也产生芽孢，由仅仅几个细胞组成的植物繁殖体，能够以和孢子同样的方式散

布。有这种能力的物种已被证明在长距离运动上特别有效，比如在南太平洋的岛屿之间[32]。在动物中，小小的无翅的弹尾虫，仅 1 或 2 mm 长，也好像不可能是长距离运动的候选者（见第 76 页）。但是这些小生物有防水的、不会湿的体表，尽管它是陆地土壤居民，但它们能够在水面上行走。事实上，实验证明了它们能够在晃动的海水表面生存 16 天。因为有这种能力，它们能够在海洋中移动好几百千米。它们也能应付冰冻，并且能在－22℃的温度下生活 4 年之久，这样它们能够被并入海冰中，并且在极区被携带很远距离[33]。因此生物的散布能力可能比预想的大许多。

但是单单散布是不够的。在生物到达时它必须能确立，可能要在它到达的地点赢得竞争并取代本土物种，它也必须在它的新环境的捕食和寄生的压力下生存。对于植物，最重要的因子之一是它应付多种病原体的能力，这些病原体存在于土壤并在它到达后不久就威胁它生存[34]。即使物种在新生境中生存是可能的，长期的成功也取决于繁殖。对于许多动物和一些植物，这意味着必须有该物种的一雄一雌都确立，虽然一只受精或者怀孕了的雌体可能足够建立一个奠基者群体。如果侵入物种要达到人类会叫“有害生物”（pest）的地步，那么它在新生境中的散布必定足以对该区域的人类居住者造成问题，可能干扰农业、园艺、运输、工业或者自然保护。最终，这种“有害生物”和“杂草”之类的称呼，只是人类对入侵物种的态度。

在最近几个世纪，物种克服诸如山脉和海洋等散布阻限大大受到人类帮助[35]。“生态帝国主义”是时常使用于由人类入侵而导致的生物入侵的一个术语，不是通过偶然运输，就是通过刻意引进。一个典型例子是五色梅（*Lantana camara*）（图 4.27），这是一种中美洲和南美洲

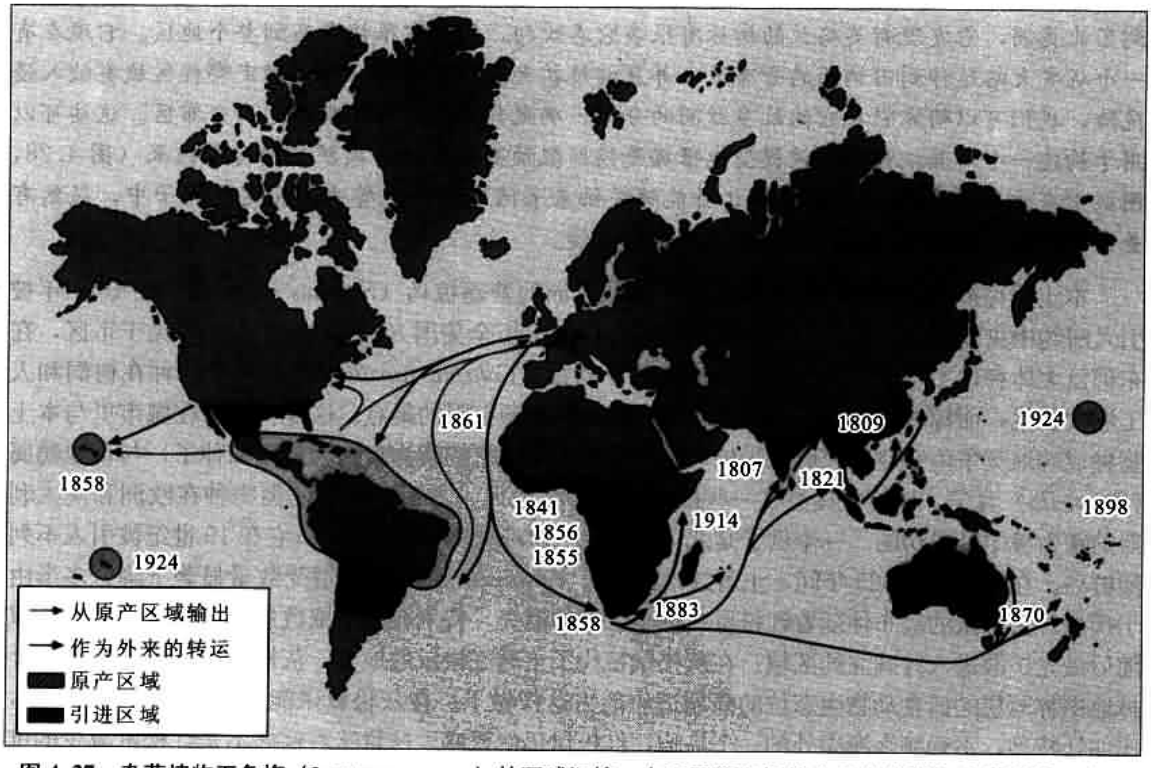


图 4.27　杂草植物五色梅（*Lantana camara*）的环球运输。由于园艺兴趣使它从南美洲和中美洲的原产分布区运出，而后在世界的许多热带部分成为侵入性有害生物。（自 Cronk & Fuller [35]）

的本土灌木，有十分吸引人的红色和黄色花朵，起初被来自欧洲的园丁钟爱。它在北欧被证明不是一种有害生物，但是当它被带到更温暖的温带地区和其他热带和亚热带国家时，它就成为一种入侵植物，尤其是作为破坏土壤的入侵植物。图 4.27 中的地图显示五色梅在 19 世纪帝国主义处于高峰时因人类帮助的扩散历史。这种散布的后果为现在在诸如南非、印度和加拉帕戈斯群岛等区域都能强烈地感觉到，那里本土植物物种受到马樱丹属（*Lantana*，五色梅）旺盛和竞争性生长的威胁。它在世界上如此多的地方取得的显著成功是许多属性造成的，所有这些属性都帮助了它的入侵能力。它由鸟类传播，鸟类散布它的果实（尤其印度的印度燕雀类）；它开花很多（因此投合园丁们心意）；它生长迅速；它容易分裂，而裂下的营养体可以再出根生长；它对许多啃食的动物包括哺乳动物和昆虫有毒；它的化学成分甚至毒害其他植物；并且它对环境因子有广泛的生态耐性（见第 73 页）。以上这些性状是许多杂草物种典型的。

概念专栏 4.3 有害生物预测

不容易预测一次物种引进是否可能证明入侵性，或者它是否可能变成有害物种。我们在物理环境包括气候条件的基础上能够做一些预测，并且可能帮助我们确定一块已被入侵的陆地的什么区域可能有危险。以葱芥（*Alliaria petiolata*）为例[36]，这是一种欧洲药草，有著名的药用价值，大概为此缘故被早期定居者带入北美洲。在欧洲它生长在森林树冠的浓密荫蔽下，到了北美洲，它发现新英格兰的树林有很多它喜欢的，因此它很快散布到整个地区。它现在有一个从安大略延伸到田纳西的分布区，并且继续扩大进入中西部。为了确定哪些区域有被入侵危险，我们可以研究它在它的故乡欧洲的分布，确定什么气候因子限制它的分布区。这些可以用于构建一个计算机模型，该模型能根据气候匹配预测它在北美洲扩展的可能结果（图 4.28，图版中有该图彩版）。这个类型的工作能够提供未来问题的事先警告。在这个例子中，显然有美国西部的区域仍然易受这种侵略性植物的入侵。

本土物种被入侵者取代有许多例子。譬如欧洲的紫翅椋鸟（*Sturnus vulgaris*）在 1891 年被引入纽约中央公园，自那以后它广泛扩散，现在已见于全美国（图 4.29）。它大多见于市区，在东部已大体替代了东蓝鸲（*Sialia sialis*）和扑动鹂（*Colaptes auratus*）。这两个物种在树洞和人工洞穴营巢，而椋鸟能够占据和保持住大多数这种来源有限的巢点。这样，椋鸟在城市里与本土物种成功地竞争生活空间。但是当椋鸟成群侵入乡间，它们就为食物（昆虫和种子）与草地鹨属（*Sturnella*）竞争，而这些鸟类在一些区域也减少了。另一方面，一些北美物种在欧洲和澳大利亚的新生境中是成功的。一个例子是北美灰松鼠（*Sciurus carolinensis*），它在 19 世纪被引入不列颠群岛。在 1920 和 1925 年间，土著红松鼠（*S. vulgaris*）在不列颠遭受数量显著下降，多半由于疾病。灰松鼠的散布伴随着红松鼠在许多区域的消失，特别在红松鼠数量因疾病减少和灰松鼠随后最先扩散进入并确立的区域。在灰松鼠替代了土著红松鼠的地方，灰松鼠大概借助于对落叶林地中林冠层的植食动物生态位的高超适应能力这样做了。在灰松鼠未能成功入侵的少数地方，比如怀特岛，不列颠南海岸外的一个岛屿，红松鼠仍然繁盛。这意味着疾病不是红松鼠减少的惟一原因，新入侵者的存在也显然起作用，可能是通过为食物或者栖息地竞争。

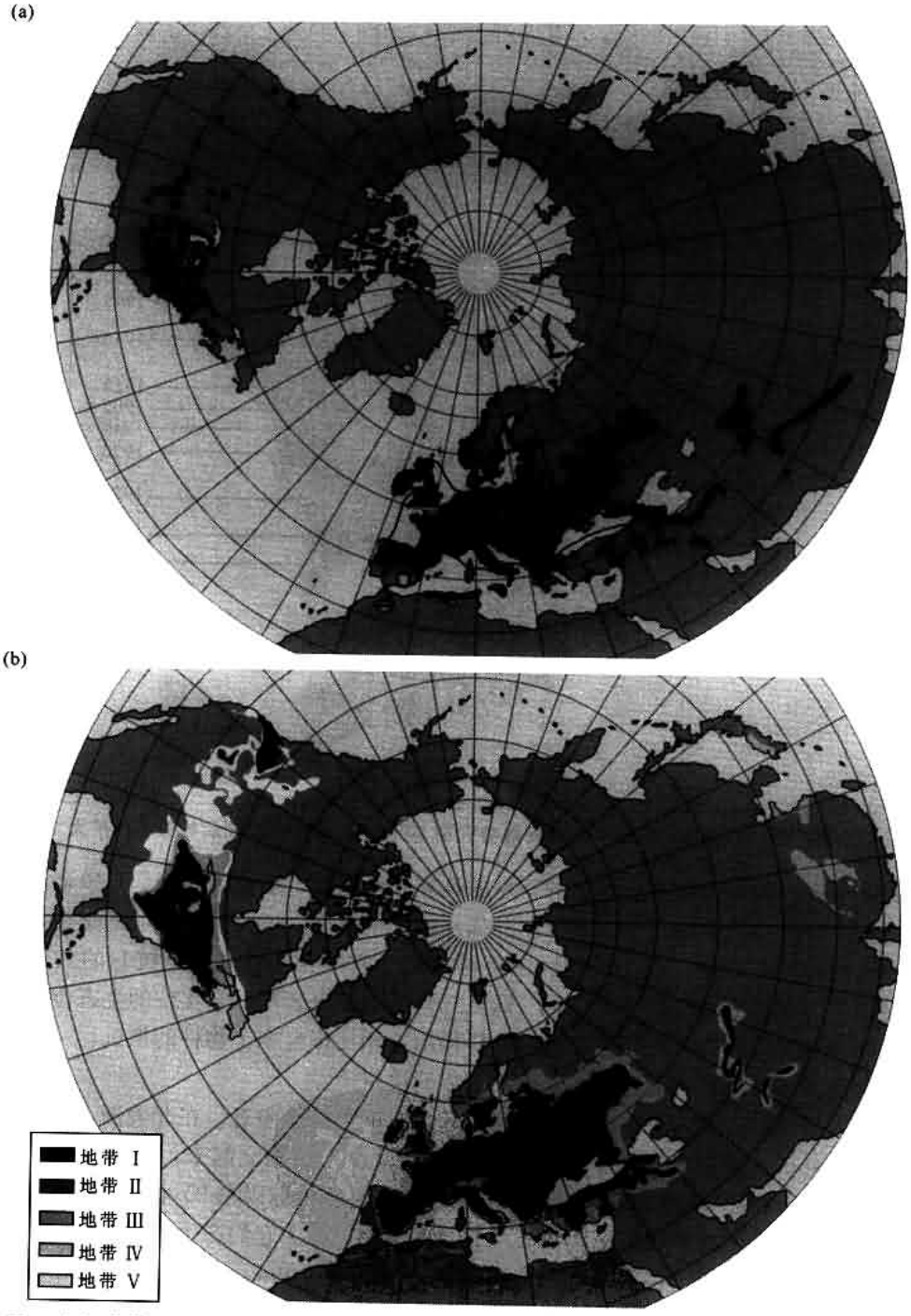


图 4.28　(a) 葱芥 (*Alliaria petiolata*) 在欧洲、亚洲和在北美洲的分布，它是欧亚土著，引进北美洲成为入侵性的；(b) 根据其气候需求模型化的该物种的潜在分布区。北美洲清楚地显示有广阔区域处在下一步入侵的危险中。地带分级指一年中对该物种支持性月数的比例，地带 I ＝100%，地带 II ＝>96%，地带 III ＝>92%，地带 IV ＝>88%，地带 V ＝<88%[36]。

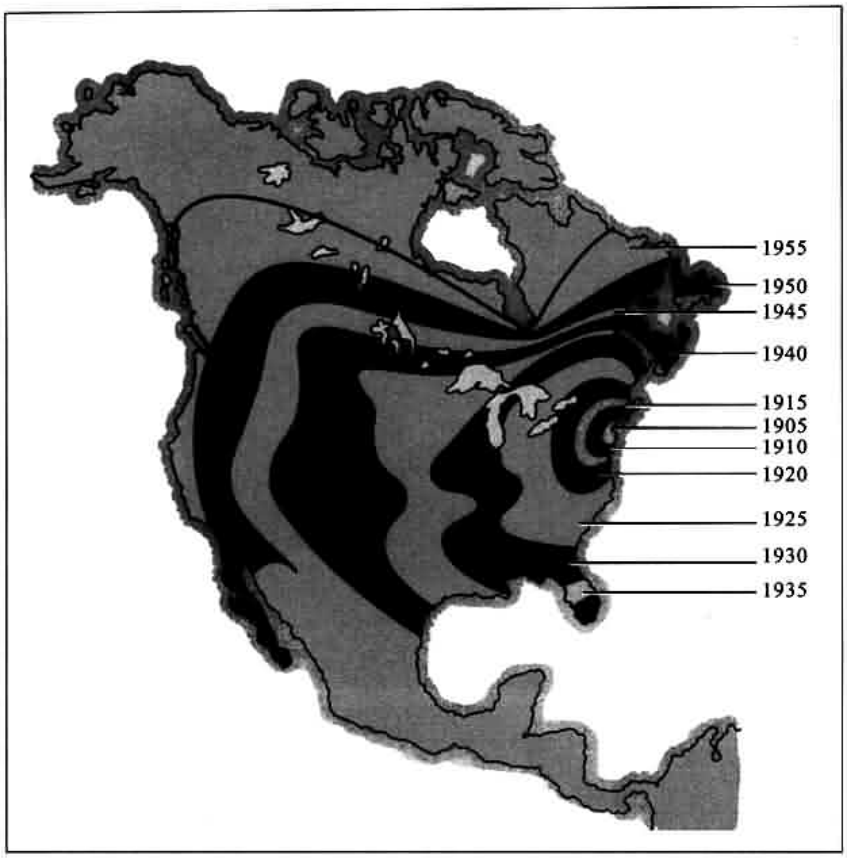


图 4.29 地图显示欧洲紫翅椋鸟随着它在 19 世纪末引进北美洲后的分布区扩大

因此一个入侵物种要面对应付它的新家的物理环境问题，加上因为它们竞争资源引起本土物种的抵抗。这种生物学的抵抗不是为葱芥描述的气候模型中说明的，可能的是在入侵者潜在地能够占据的有些区域中，本土植物区系将不屈服于它的竞争，并将抵抗它的入侵。换句话说，入侵者可能实现不了根本生态位，气候格局只是其部分表现。它实现的生态位可能证明比较小。然而，有关世界的引进鸟类的资料分析揭示，相比来自本土物种的抵抗，一个入侵者的成功更经常由所入侵地区的物理的、非生物的方面决定[37]。

当一个入侵物种占有一个区域，后果可能超出它的直接竞争者。在北美洲，忍冬属多个物种（*Lonicera* spp.）和鼠李属多个物种（*Rhamnus* spp.）已确立起来，而现在广布了，尤其在东部。例如，金银忍冬（*Lonicera maackii*）现在在落基山脉以东 25 个州确立得很好。这些灌木作为营巢地点非常有利于若干鸣禽，尤其是美洲鹀，因为它们产生合适的分枝结构，并有茂盛的叶在早春提供覆盖。但是与本土灌木诸如山楂属（*Crataegus* spp.）多种相比，它们没有刺，鼓励了鹀接近地面营巢。结果在入侵中的灌木上营巢的鹀，捕食比率比在本土植被上营巢的高得多[38]。因此一个入侵者的影响在生态系统中可以远远深入生态相互关系网之中。

如同我们看到了的，物种的入侵和替位在现代通常是人类从世界的一个部分到另一部分运送生物的结果。新土地的殖民者身边往往从故国携带熟悉的植物和动物，而在新土地的气候证

明适合它们的生存之处，这些物种往往就能获得一个永久的据点，并因此扩展它们的地理分布区。表 4.1 显示在世界不同部分成功确立的外来植物的数量与业已存在的物种的数量对比。可以看到有高比例新来者的地方是岛屿，岛屿似乎对外来物种的入侵特别敏感[39]。

表 4.1 在世界不同地区的植物区系中引进的植物物种的比例

地 区	乡土物种	外来物种	外来物种比例
夏威夷	1143	891	44
不列颠群岛	1255	945	43
新西兰	2449	1623	40
澳大利亚	15638	1952	11
美国	17300	2100	10*
欧洲（大陆）	11820	721	6
非洲南部	20573	824	4

（资料基于 Lovei[39]）

* 原文误为 1——译注。

在过去，整个动物区系入侵新的区域，并且通过成功的竞争消灭本土物种，有良好证据。例如，南、北美洲被海洋分隔直到上新世末（大约 200 万年前）。巴拿马地峡后来出现，使得南美洲物种北侵，北美洲物种南侵。一般，北部物种在竞争上证明比南部物种成功，并且在这个时期特有的南美洲动物区系的大多数变得绝灭。但是，很少北美洲物种被南美洲入侵者清除——大概北美洲的食草动物比较有效，而捕食者比较成功（参见第 232－234 页）[40]。

尽管有这些入侵和竞争替位的显著例子，然而最可能的是：在自然的情况下，为食物和其他资源竞争的物种，进化出了减少竞争的压力和在它们之间分割资源的办法。这是互相有利的，因为它减少了每一个物种被消灭和与其他物种竞争而绝灭的危险。这不仅对直接涉及的物种有好处，而且对栖息地中物种的整个群落都有好处，因为它造成更多的物种依赖于尽可能多的不同食物资源。在进化的时间范围里，人们可以预计，一个区域的物种丰富度随着这个分割资源的过程逐渐进行而增加。在这样的群落中，竞争发生在如此之多的不同物种之间，每个物种各有它自己的特化适应，因此没有一个单独的物种能够变得如此众多以至取代其他的物种。这可能为群落造成更大程度的稳定性，而稳定的群落可以有力抵御可能打断群落内高度进化的竞争格局的新物种入侵。但是，高物种多样性的实际后果在激烈争论中，将在下一章阐述（见第 115 页）。

减少竞争

进化了许多减少物种之间竞争的不同方法。对食物和空间有相似要求的物种，时常在一年的不同季节，或者甚至在一天的不同时间利用相同的食物资源。捕食性哺乳动物和鸟类中间共同的一个体制是，一个物种（或者一群物种）进化出了特化的夜间活动，而另一个物种或者一群物种是同一生境的白天捕食者。鸟类中的一个例子是，一方面枭的许多物种夜间狩猎，多半靠耳朵判断距离；另一方面，鹰和隼是白天的猎手，有极其锐利的目光，尤其适合准确判断距

离。因此两群捕食者能够在同一地域范围里共存，并且捕食同一范围有限的小型哺乳动物。这种情况被描述为物种的时间分隔，而这是弥补若干物种之间有限食物资源的有效方法。在植物中也能见到这个过程在落叶林生境中运作，那儿有许多林地底层草本植物，在树木生长出林冠之前开花，完成它们一年中的大部分生长。植物以这种方式最有效地利用环境的光资源。

时间分隔的一个不同类型表现在东非稀树干草原的复杂的游牧群落内[41]。湿季时，五种最众多的游牧有蹄类（水牛、斑马、角马、大羚羊和瞪羚）全部能够一起在高地上采食短的禾草所提供的丰富草料。旱季开始，那里植物停止生长了。那时这些食草动物以高度有组织的顺序下到比较湿润的低地上。首先是水牛，吃很大的河岸禾草的叶子，那是其他物种几乎不利用的。接着，斑马下移，它们高度有效地消化低蛋白质的禾草茎，并通过踩踏植物和采吃禾草茎，使得草本层适合接着来到的角马和大羚羊。这两个物种在稍微不同的区域见到，大羚羊的颌和牙齿适应于塞伦盖蒂（Serengeti）的西北部普遍生长的席状短禾草，角马的颌和牙齿却适应于吃塞伦盖蒂东南部比较普遍的直立禾草的叶子。这两个物种减少了禾草的总量，方便了最后一个物种瞪羚的游牧，它宁可吃阔叶的双子叶植物而非窄叶的单子叶禾草。因此整个群落通过一个复杂的方式相互影响，以高度有组织而有效的方式利用牧场。

然而更普通得多的或许是，一个生境的资源在物种之间分割，各个物种仅局限在它那部分里，局限在已经特化的小生境里，这叫做物种的空间分隔。它意味着每个物种必定是适应在它特殊的小生境的那组固定的物理条件中生活的。它也意味着这样一个物种是不适应在其他小生境中生活的，并且可能发现难以侵入其中，即使这些小生境由于某种原因是空置的，并且它们的食物资源未经开发。

法国南部卡马格岛（Camargue）广阔的沼泽地是空间分隔的一个例子，在那里不同的涉禽对各种可利用的摄食区域有不同的偏爱。大红鹳（*Phoenicopterus ruber*）有很长的腿，因此能够涉足深水，用它高度特化的喙筛食那里的浮游生物。在比较浅的水里，意大利反嘴鹬（*Recurvirostra avosetta*）和翘鼻麻鸭（*Tadorna tadorna*）以一种相似的方式摄食，即用它们的脖子左右扫刮。在水边是环颈鸻（*Charadrius alexandrinus*），它们被其比较短的腿限制在这些地区，因而主要在此摄食。

捕食性鸟类比如这些涉禽分布和摄食的空间格局，时常反映它们偏爱的食物的格局。例如蛎鹬（*Haematopus ostralegus*），有对双壳类软体动物乌蛤（*Cardium edule*）的强烈偏爱，而乌蛤主要见于恰在小潮的平均高潮线下的沙滩和泥涂海岸[42]，因此这是蛎鹬特别喜爱的摄食地带。类似地，泥沼居住的甲壳动物卷螺瓢蜚（*Corophium volutator*）是一种红脚鹬（*Tringa totanus*）喜爱的食物物种，而因为它在泥涂的上部地区，通常在小潮的平均高潮线之上最为繁盛，所以这是能够见到大量摄食的红脚鹬的地方。

人们甚至能够在单一物种之内找到摄食行为的分离。例如在蛎鹬中，虽然乌蛤是其主要的猎物动物，但在一个群体内的鸟类个体可能使用不同技术从它的贝壳保护层拉出食物[43]。有的采用敲击技术，用它们的喙打击一瓣壳，直至它破裂；而另外的使用更巧妙的途径，用它们的喙戳进壳间，把壳撬开。甚至在敲击者中间还存在进一步特化，有的只敲击上瓣，另外的只敲击下瓣。这些行为技术反映在个体喙构造上表现这样的特化。对带标签的鸟类的细心观察证明，敲击者比刺戳者喙粗钝（图 4.30），但是这十分可能是敲击者的一种喙磨损和撕裂的作用，因此专门的喙形分离未必有遗传基础。但是这种行为的好处是不同的蛎鹬寻求有不同弱点

的猎物（或者壳薄，或者令壳闭紧的肌肉薄弱），因此至少为食物的竞争有所消除。

这种在一个物种内的摄食特化可能在某种环境下导致不同的宗发展。例如，在蛎鹬的情况下，喙形状的一些差异可能有遗传基础，这导致一些个体具有稍微不同的食物和狩猎技术。在这样的情况下，进化可以导致一个种群分裂，尤其如果构造差异伴有例如婚配选取这样的行为差异时更是如此。一个物种可能在甚至没有任何婚配繁育的物理阻限时分裂成两个。这在一种土著美洲实蝇山楂绕实蝇上发生了，它在一遇到从欧洲引进的苹果树时就发展了对苹果的新喜好。新的食物选择导致蝇的一个新宗发展，它最终表明不同的婚配偏爱以及食物品味，导致一个新的物种苹绕实蝇的进化。这个类型的进化，没有互配繁育的空间阻限发生，被称为同域进化，作为在分离的种群之中发生的异域进化的对照（见专栏 6.3）[44]。

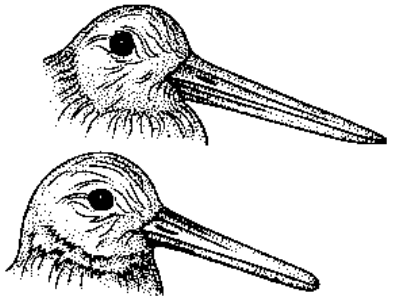


图 4.30 一个物种蛎鹬（*Haematopus ostralegus*）喙大小的变异：上方的鸟是“刺戳者”，用喙戳进壳瓣之间把它撬开；下方的鸟是“敲击者”，用喙在一瓣壳上猛击来打破壳[43]。

在一种见于欧洲山区湖泊的淡水鱼类红点鲑中，在单独一个湖里人们能够找到两个或多个不同的型[45]。图 4.31 显示在苏格兰的兰诺赫湖（Lake Rannoch）发现的两个类型红点鲑。两者的主要差异是在口构造上，图示上方的鱼口较小，有细齿，它被发现主要捕食见于湖泊上层（湖面区）的浮游动物。下方的鱼口较大而圆，齿较大，它吃一系列无脊椎动物，甚至鱼类，主要靠近底部摄食（湖底区）。或许这是两个物种从一个原种同域进化的第一步，驱动力是避免为食物竞争获得的好处。

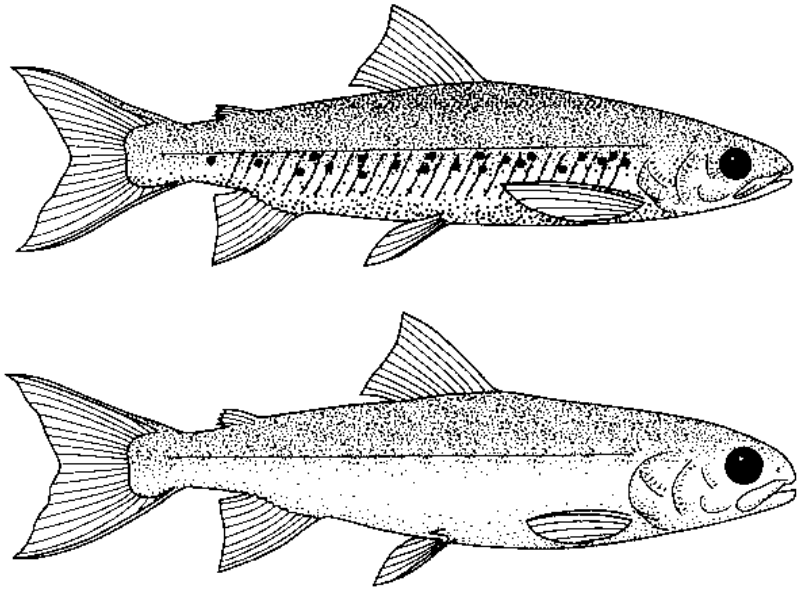


图 4.31 来自苏格兰的兰诺赫湖的红点鲑的两个不同的型：上方的鱼颌窄，有细齿，主要吃浮游生物；下方的鱼颌较厚，齿较大，以范围广阔的猎物为食，包括无脊椎动物和其他鱼类。（自 Walker *et al.*[45]）

同域物种形成导致高水平特化，见于一些物种类群内，比如中美洲的唐加拉雀（图

4.32)。三个近缘的唐加拉雀物种，点斑唐加拉雀（*Tangara guttata*）、栗头唐加拉雀（*T. gyrola*）和青绿唐加拉雀（*T. mexicana*），可以见到共存并彼此一起摄食，没有任何明显的竞争相互作用。这种和谐的原因是它们各在森林林冠的稍微不同的位置摄食。点斑唐加拉雀从叶子的下面，青绿唐加拉雀从细小枝桠，而栗头唐加拉雀从主枝捕食昆虫。每一种占据它自己的生态位，它们之间只有少许重叠。

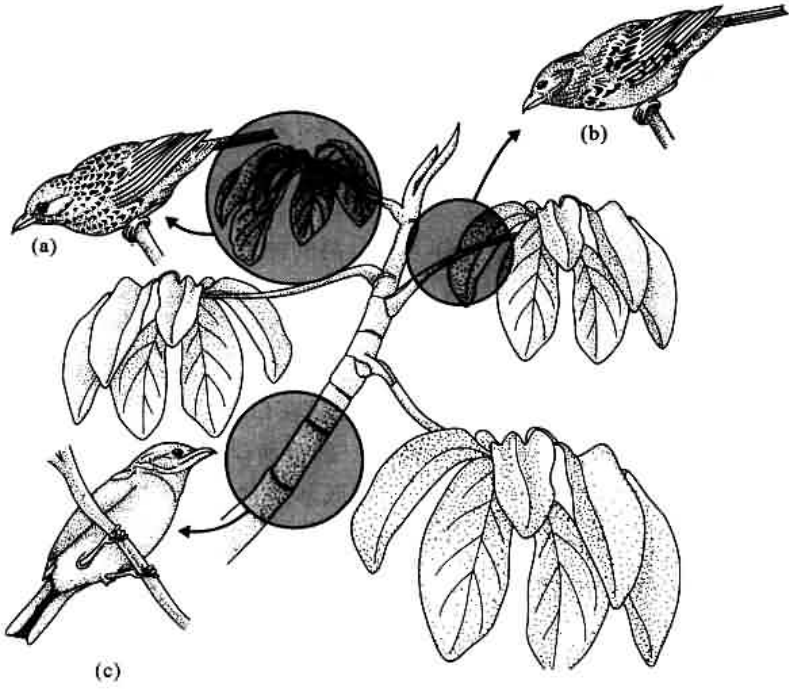


图 4.32 在特立尼达同一森林中共存的唐加拉雀3个物种，全都吃昆虫，但是它们利用林冠内不同的小生境，因而避免了直接竞争。点斑唐加拉雀（a）从叶子下面捕捉昆虫，青绿唐加拉雀（b）从细小枝桠和叶柄获得昆虫，栗头唐加拉雀（c）在主枝上捕获昆虫。

概念专栏 4.4 维多利亚湖的同域物种形成

同域物种形成的过程在东非的维多利亚湖达到了奇怪的水平[46]，在湖中丽鱼科14个物种的型数量达到800。这些不同的型的大小和形状是如此各异，以至直到最近它们还被认为是不同的物种。它们的遗传学的详细研究表明，事实上它们全部属于数量十分有限的物种。避免竞争，结合婚配行为，必定是导致新物种进化的因子之一，因而帮助了增加这个行星的生物多样性。然而维多利亚湖周围人类活动的一个不幸后果是，养分和盐从周围农田和城镇居民点的污水流入湖里，造成湖水混浊难以透光。丽鱼科鱼类主要是亮色的并且取决于它们选择配偶时的视觉，而没有良好视力帮助，它们就不能选择最合适的配偶来延续它们个体的进化发展路线。人类活动可能因此使维多利亚湖中鱼类的同域多样化停止[47]。（亦见第171—172页）

甚至在出现生态位重叠的地方，动物也可能经常共存，因为它们有它们自己独特的位置或者不与别的动物共有的生活方式。这可以在图 4.33 中看到，该图以线图展示加纳的热带森林中多个灵长类物种的生态位[48]。每个物种在森林林冠中有它自己适宜的位置，有的选择未干扰的森林，而其他的适合已开发和清除了的区域。它们在耐性上颇有重叠，但是各有它自己泰然自若的专门位置。

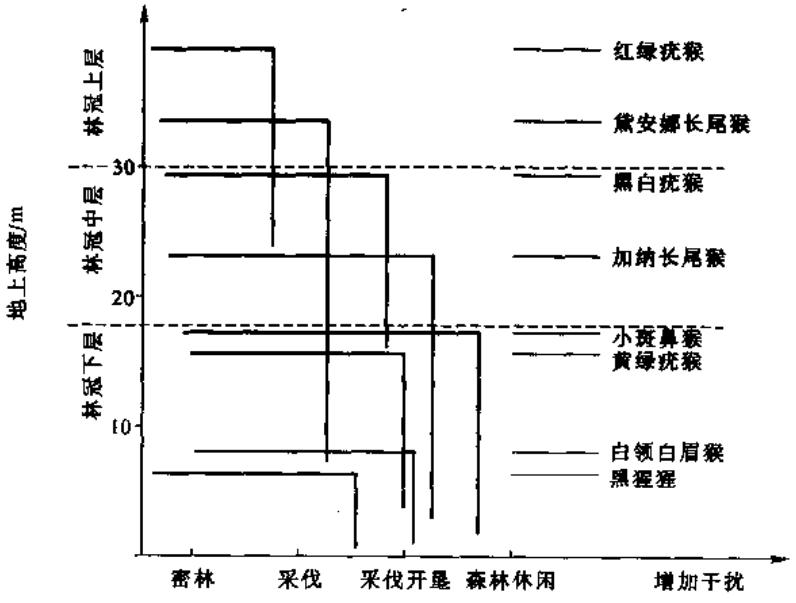


图 4.33　图解显示西非热带森林中一系列灵长类物种的不同的生态位需求。虽然许多物种的需求重叠，但是每个物种在林冠中各有一个特殊的高度或者一类最有效和成功的生境类型[48]。

迁　移

环境条件随季节变化，一些动物也随季节改变它们的分布格局，这叫做迁移。它不应该与一个物种的分布区扩展或扩散相混淆，因为它包含当条件合适时暂时（通常季节性地）占据一个地区，而然后在季节条件要求它时再集团运动到一个替换的地区。只有能动的生物能够参加迁移，但甚至微小的浮游生物也能够根据条件改变它们生活的深度，并且这可以看做一种形式的垂直迁移。

迁移往往采取纬度运动的形式，为了取得高纬度夏季白天长和生产力高的好处，然后撤退到低纬度避免冬季的胁迫。驯鹿在北美洲的移动说明这样的迁移格局[49]。雌体在初夏产仔，并且北美洲种群的形形色色的不同鹿群随着雪融化向北迁移，寻找鹿仔生长最适宜的地方。每个鹿群有一个传统的地方（图 4.34），那里通常具有将最好地保证幼仔成活的高质量植被生产。结果春季看见鹿群往北向繁育地迁移。在秋季，随着冻原寒冷起来，生产力下降，积雪开

始，鹿群再向南移动。迁移在能量上是耗费的，也把动物暴露在被捕食的危险之中，鹿群的危险是狼跟在后面。但是根据食物的可得性和质量，迁移的利益必定胜过这些代价。

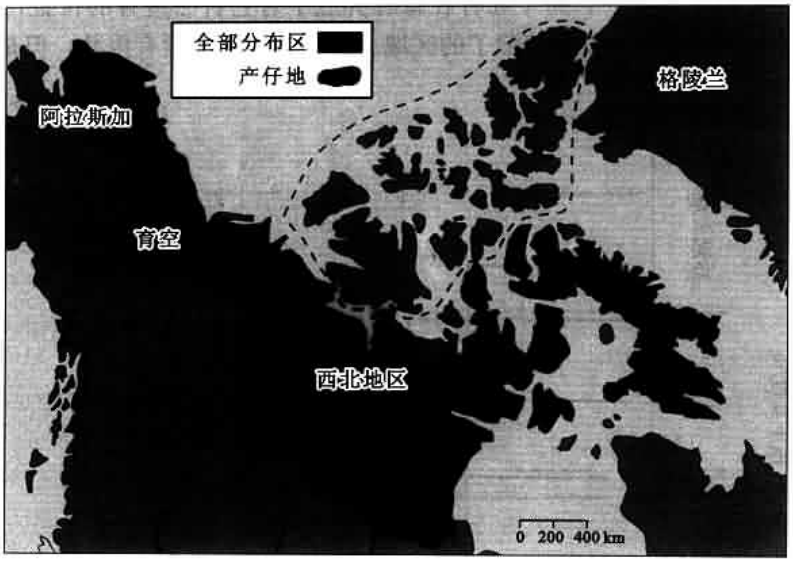


图 4.34 北美洲驯鹿群的分布区，也表明它们每年春季迁往的产仔地。驯鹿也产于虚线包围的岛屿[49]。

鸟类是动物中最能动的，许多物种凭借迁移寻求食物供应最大化，尤其在繁育季节。白额雁有环极分布格局，在北美洲、西格陵兰、西伯利亚的北极和亚北极的夏季漫长白天中繁育。它们在北美洲南部和中美洲、在欧洲和波斯湾、在日本和中国的华东地区越冬，这取决于它们的繁育地点（图 4.35）。或许所有候鸟中最不平常的是北极燕鸥，正如名字提示的，它在北极

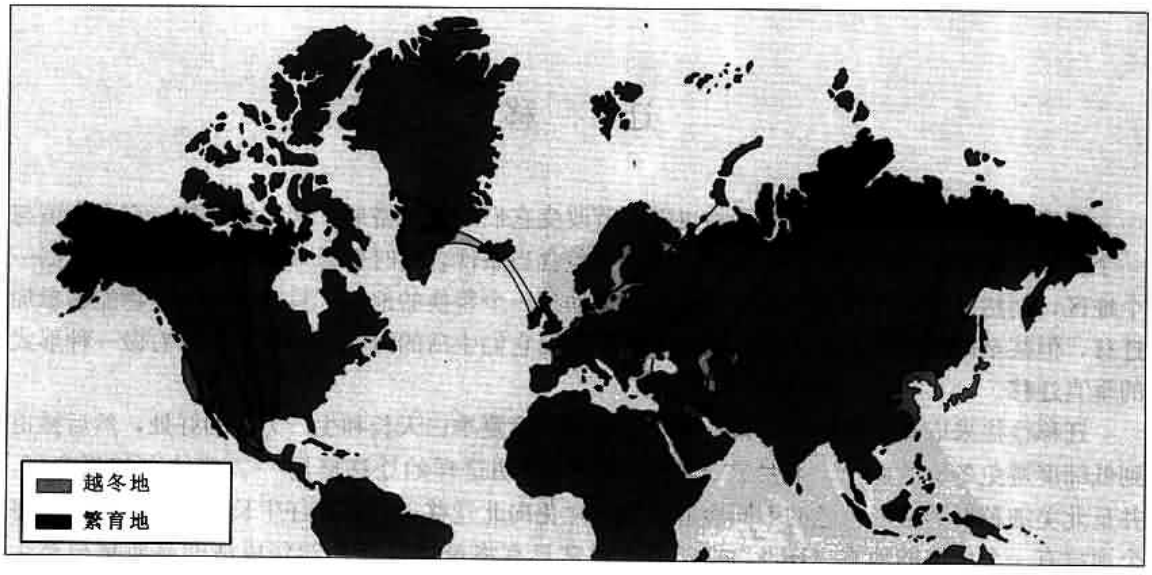


图 4.35 白额雁的繁育地、迁移路线和越冬地（自 Mead[57]）

营巢，但在北半球冬季时飞往南极（图 4.36）。这种鸟类必定在它们一生的进程中比任何其他生物都喜欢日光。

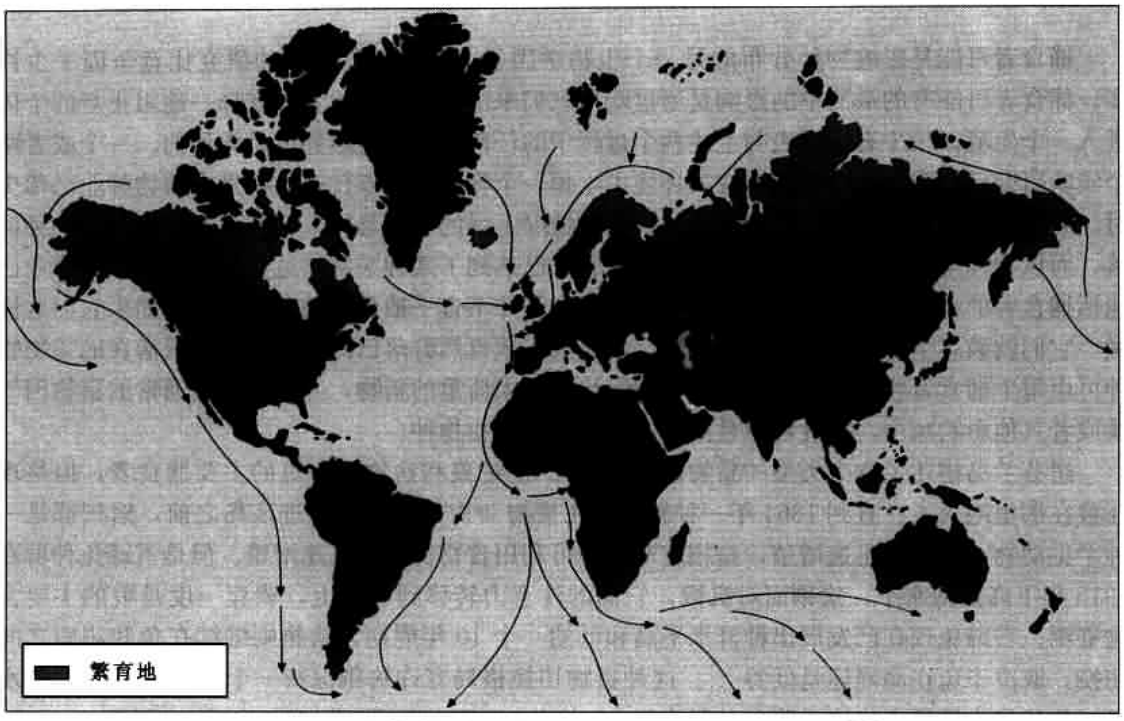


图 4.36　北极燕鸥的繁育地、迁移路线和越冬地（自 Mead[57]）

甚至小鸣禽诸如鹀和刺嘴莺也进行季节性迁移。例如斯温氏夜鹀每个秋季在加拿大和太平洋西北到中美洲和南美洲之间迁移，春季返回。这个旅程耗费大量能量，并且就在最近证明可以通过沿途捕捉并标记鸟类来决定花费多少能量[50]。斯温氏夜鹀从加拿大飞到巴拿马大约花 42 天，但是在这段时间实际飞行只包括 18 个夜晚的飞翔，其余时间在沿途停飞地点休息。在 4 800 km（3 000 英里）旅行中，花费了 4 450 kJ（1 060 kcal）能量，因此代价正好是每千米 1 kJ 少一点儿。令人惊奇的是只有 29% 的能量损失是花费在实际飞行上，其余的是中途停飞休息时损失的。休息是如此耗费能量这个事实，突出了选择不错的气候条件迁移的重要性。如果停飞时环境是寒冷和耗费能量的，它能造成鸟类迁移时死亡。但是一旦在北方繁殖地定居，长长的白天就为食物收集提供了充裕时间，因此鸟类能够更好地喂养幼鸟。

那么，迁移为一个物种提供依季节改变分布格局的一种办法，它也意味着有机体在它一生的不同时间里属于不同的群落和生态系统。例如鲑鱼，作为海洋生物群落的部分度过它一生的许多时间，但是为了繁育它也要溯河游动进入支流小溪，在那里它作为一个淡水群落的一个临时成员，度过它一生的最后日子。在它死亡时，它包含的养分就成为这个内陆生态系统的一部分，并且给该生态系统的其他有机体贡献显著数量的某种养分比如氮[51]。因此，迁移行为的影响超越单纯的分布格局。

捕食者和猎物

捕食者可能是影响物种分布的另一个生物学因子，但是对其影响的研究比竞争因子少许多。捕食者可能有的最简单的影响是通过吃掉它们来消灭物种，或者二者择一地阻止新的个体进入一个生境。很少有证据表明上述两个过程中的任何一个在自然界中是常见的。一个或者两个实验研究已证明，捕食者时常在其环境中吃掉一个物种的全部代表，特别在该物种业已稀少时。然而，一切这样的研究都是在十分人为的情况下做的，就是把一个捕食者引进一个物种群落，而该物种与它们的环境在没有任何捕食者时已达到了某种平衡，这样的群落根本不像业已包括捕食者的自然群落。一般，消灭一个猎物物种并不合乎捕食者的利益，因为如果它们这样做，它们就破坏了一种潜在的食物资源。大概大多数自然群落已经进化得有大量潜在的猎物物种可由每个捕食者物种利用。于是没有任何物种是太倚重的猎物，并且要是其通常的猎物因气候或者其他影响减少，捕食者总是能够转向替代的食物物种。

纽芬兰岛描述了这个类型的猎物切换，在19世纪狼和猞猁是那里的主要捕食者，但是现在狼在那里绝灭了。直到1864年一种新的潜在猎物动物雪蹄兔被引进该岛之前，猞猁都是一种罕见动物。雪蹄兔迅速增殖，猞猁应对新的可利用食物资源也迅速增殖。但是雪蹄兔种群在1915年下降到低水平，猞猁面对饥饿，它们的注意力转移到驯鹿上，驯鹿一度是狼的主要食物资源。雪蹄兔现在已发展出种群水平高和低的一个10年周期，猞猁则继续在兔和驯鹿之间切换，取决于兔在高峰还是低谷[52]。这种猎物切换格局容许猞猁保持一个相对稳定的种群水平，并且作为结果也容许雪蹄兔种群恢复。

就捕食者而言这个类型的行为，因此可能起着阻止它的猎物物种绝灭的作用。有时这种关系甚至还要复杂，捕食者可能阻止能够进一步减少猎物种群的更有效或贪吃的捕食者的侵入。这方面的典型例子是钟矿鸟（*Manlorina melarlophrys*）[53]。这是一种群居的和高度占区性的鸟类，占领桉树森林的林冠，并且主要以吃植物的木虱科昆虫的蜜、分泌物和鳞片状剥落外壳为食。可是木虱在这种捕食下生存良好，并且甚至更惊人的是，它们似乎需要钟矿鸟的注意，因为除去那些鸟后，木虱的种群下降，桉树更健康起来。看来是钟矿鸟对别的鸟类的进攻性行为，阻止了它们进入其领域和吃掉所有木虱。在留着钟矿鸟时，木虱安全，但是桉树遭殃！

概念专栏4.5 捕食性海盘车

自然群落的其他研究，大体证实捕食者实际可以增加能够在一个生境中生活的物种数量的假说。美国生态学者罗伯特·T. 佩因（Robert T. Paine）对北美洲太平洋沿岸一个岩石海岸的动物群落做了细致研究[54]。群落包括15个物种，有浆状藤壶、蛾、多板类、贻贝、峨螺和一个主要捕食者海盘车（*Pisaster ochraceus*），它吃所有其他物种。佩因在海岸的一小块区域进行了实验，他除去区域里的全部海盘车并防止任何别的海盘车进入。在几个月里实验区域

60%～80%的空间被新定居的藤壶所占领，它们开始在别的物种上生长并且消灭它们。然而在一年左右以后，藤壶自身开始被大量小的但生长迅速的贻贝挤掉，并且在实验结束时，贻贝在群落中占优势，而整个群落现在只有 8 个物种。因此捕食者的除去使物种数量减半，并且也有证据表明因为与藤壶和贻贝竞争可利用的空间，群落中的植物（固岩绿藻）物种数量同样减少。

如同前面提到，竞争可以防止两个物种生活在一个生境里，并且可以改变物种的分布，因为生境的资源对支持它们二者是不够的。捕食者及寄生虫和疾病（它们是有效的“内部”捕食者）对物种分布的最重要的作用，大概是通过摄食一个以上物种的个体，减少了它们之间的竞争压力。于是，通过减少对生境的资源压力，捕食者容许比没有捕食者时多的物种生存。实验室实验已经证明，如果两个吃种子的甲虫物种（象鼻虫）被一起放在一坛小麦里，一个物种总是在 5 代里消灭另一个物种。两个物种之一总是比另一个繁殖快，而这个物种就赢得为食物和产卵空间的竞争。但是如果引入一种捕食者，比如寄生蜂，它的幼虫在甲虫幼虫的内部取食，并且最终杀死它们，那样就两个甲虫物种都继续生存。两个物种的数量被捕食者保持得如此之低，因此决不发生引起这种或那种灭亡的食物竞争。

因而一个普遍结论是：在一个良好平衡的群落里，捕食者的存在可能是增加而不是减少存在物种的数量，因此总体上，捕食者扩大物种的分布。只进行过几个类似于佩因的实验，因此人们对这个结论应用到所有群落必须警惕。然而，有一些独立证据，食草动物对植物的作用像捕食者对它们的猎物，可能类似地增加能够在一个生境中生活的植物物种的数量。在 19 世纪，查理·达尔文就注意到，在英格兰南部，放牧羊的草地往往含有植物 20 个物种之多，而被闲置的、不放牧的土地只包含 11 个物种。他提出，生长快的、高的禾草在草地里受到羊啃食的控制，但是在未放牧的土地里这些物种生长得高，因此它们把小的、生长慢的植物遮蔽了阳光并消灭了它们。在黏液瘤病引起大量兔子死亡时，一个类似的过程发生在不列颠的白垩土草地区域。啃食的减少导致粗禾草和灌木大量入侵，结果在这些区域物种比处在重度“捕食”下时少许多。

在华盛顿州海岸佩因进行了另一系列实验，实验中他除去啃食海藻的紫球海胆（*Strongylocentrotus purpuratus*）[55]。起初，海藻物种数量有增加，6 个左右新物种大概是正常时被海胆啃食太严重而不在生境中生存。但是过 2 到 3 年，图景随着海藻群落逐渐由两个物种占优势而变化了，矮水叶草（*Hedophyllum sessile*）在海岸的暴露部分，格陵兰昆布（*Laminaria groenlandica*）在低潮线下比较荫蔽的地区。这两个物种是高的，大概遮蔽了较小的物种，正如达尔文研究的高禾草那样。在食草动物除去后存在的物种总数在最终大大减少。

在一个群落中肉食性捕食者的活动也对植物有作用，因为通过把食草猎物的数量限制在一定程度，它们阻止了过度放牧，因而减少了植物稀有物种被消灭的危险。然而这样的相互作用可能是十分复杂的，如同在夏威夷的雀鲷科的情况，它是珊瑚礁生境的一种捕食者。在这种鱼类的影响的一项实验研究中[56]，研究者建造了适合绿藻拓殖的平板，这些平板被放在 3 个类型的地方：①在排除了一切食草鱼类的笼内；②不放在笼中，但是在食肉的雀鲷的领域内；③不放在笼中，还放在食肉的雀鲷的领域外。拓殖的绿藻多样性是在雀鲷的领域内不放在笼中的平板最高，领域外不放在笼中的平板最低。换句话说，根本没有什么啃食的地方的绿藻多样性高于有强烈啃食的地方，但是最高的多样性见于啃食受雀鲷的捕食对啃食者控制到某个程度的生境。

捕食者、啃食者和植物之间的相互关系的复杂组合，可以导致一个精致平衡而多样的生态

系统的发展，如同这个珊瑚礁例子所示那样。在操纵生物群落的全部实验中，已经发现一个物种不仅对猎物而且对群落的许多其他组分生物施加深刻影响。这一个物种的除去产生的影响远远超过原来可能预料的。这种影响性的物种称为“关键种”。确定一个生态系统中的关键种显然是一项十分重要的任务，如果要保持生物多样性的话更是如此。关键种的损失可能引起局部绝灭的突发。

摘 要

1. 一个行星的表面上动物和植物分布的格局是十分多种多样的、可以用大量不同的，时常有复杂组合的原因来解释。

2. 格局的原因依据我们在研究的分类学水平而不同。

3. 格局的原因也因我们考虑生物的空间范围是全球的、地区的还是局部的——生境范围而不同。

4. 在格局的解释中需要考虑的因子包括地质历史、气候和小气候、食物的可得性、环境的化学和竞争。

5. 作为物种引进的结果，人类在生物地理格局上创造了一些全球性实验。

6. 生物的空间和时间的分离以及在种群内组群的特化，可能导致新种的形成和生物多样性的增加。

7. 迁移构成一种特殊的动态格局，它随昼夜或更经常地随季节的食物供应变化而发展。

扩充读物

Begon M, Harper JL, Townsend CR. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 3rd edn. Oxford: Blackwell Science, 1996.

Brown JH, Lomolino MV. *Biogeography*, 2nd edn. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998.

Bullock JM, Kenward RE, Hails RS, eds. *Dispersal Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing, 2002.

Ricklefs RE. *The Economy of Nature*, 4th edn. New York: W. H. Freeman, 1997.

参考文献

1 Barton NH. Speciation. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall 1988; 185-218.

2 Gonder MK, Oates JF, Disotell TR, Forstner MRJ, Morales JC, Melnick DJ. A new west African chimpanzee subspecies? *Nature* 1997; 388: 337.

3 Rosen BR. Biogeographic patterns: a perceptual overview. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988: 23-55.

4 Sharrock JTR, Sharrock EM. *Rare Birds in Britain and Ireland*. Berkhamsted: T. & A. D. Poyser, 1976.

5 Cramp S. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*, Vol. IV. Oxford: Oxford University Press, 1985.

6 Hedberg O. Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeogr Suecica* 1995; 49: 1-144.

7 Knox EB, Palmer JD. Chloroplast DNA variation and the recent radiation of the giant senecios (Asteraceae) on the tall mountains of eastern Africa. *Proc Natl Acad Sci USA* 1995; 92: 10349-53.

8 Corbet PS, Longfield C, Moore NW. *Dragonflies*. London: Collins, 1960.

9 Corbet PS. The life history of the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *J Anim Ecol* 1957; 26: 1-69.

10 Dandy JE. Magnolias. In: Horai B, ed. *The Oxford Encyclopedia of Trees of the World*. Oxford: Oxford University Press, 1981: 112-14.

11 Corbet GB, Southern HN, eds. *The Handbook of British Mammals*, 2nd edn. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1977.

12 Coope GR. Tibetan species of dung beetle from Late Pleistocene deposits in England. *Nature* 1973; 245: 335-6.

13 Jolly D, Taylor D, Marchant R, Hamilton A, Bonnefille R, Buchet G, Riollet G. Vegetation dynamics in central Africa since 18 000 yr BP. Pollen records from the interlacustrine highlands of Burundi, Rwanda and western Uganda. *J Biogeogr* 1997; 24: 495-512.

14 Hamilton AC. *Environmental History of East Africa*. London: Academic Press, 1982.

15 Favarger C. Endemism in the montane floras of Europe. In: Valentine DH, ed. *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. London: Academic Press, 1972: 191-204.

16 Meyer EF. Late Quaternary paleoecology of the Cuatro Cienegas Basin, Coahuila. *Mexico Ecol* 1973; 54: 982-95.

17 Cowling RM, Rundel PW, Lamont BB, Arroyo MK, Arianoutsou M. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends Ecol Evol* 1996; 11: 362-6.

18 Marshall JK. Factors limiting the survival of *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. in Great Britain at the northern edge of its distribution. *Oikos* 1978; 19: 206-16.

19 Root T. Energy constraints on avian distributions. *Ecology* 1988; 69: 330-9.

20 Thompson PA. Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. *Ann Bot* 1978; 34: 427-49.

21 Moore PD. The varied ways plants tap the sun. *New Scientist* 1981; 81: 394-7.

22 Ehleringer JR. Implications of quantum yield differences on the distribution of C_3 and C_4 grasses. *Oecologia* 1978; 31: 255-67.

23 Teeri JA, Stowe LG. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America.

Oecologia 1976; 23: 1-12.

24 Williams GJ, Markley JL. The photosynthetic pathway type of North American shortgrass prairie species and some ecological implications. *Photosynthetica* 1973; 7: 262-70.

25 Keeley JE. Photosynthetic pathway diversity in a seasonal pool community. *Funct Ecol* 1999; 106-18.

26 Spooner GM. The distribution of *Gammarus* species in estuaries. *J Mar Biol Assoc* 1974; 27: 1-52.

27 Gaston KJ, Spicer JI. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda), *Global Ecol Biogeogr* 2001; 10: 179-88.

28 Warburg MR. Behavioural adaptations of terrestrial isopods. *Am Zool* 1968; 8: 545-99.

29 Booth T. Which wattle where? Selecting Australian acacias for fuelwood plantations. *Plants Today* 1988; 1: 86-90.

30 Connell J. The influence of interspecific competition end other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 1961; 42: 710-23.

31 Silander JA, Antonovics J. Analysis of interspecific interactions in a coastal plant community—a perturbation approach. *Nature* 1982; 298: 557-60.

32 Dassler CL, Farrar DR. Significance of gametophyte form in long-distance colonization by tropical epiphytic ferns. *Brittonia* 2001; 53: 352-69.

33 Coulson SJ, Hodkinson ID, Webb NR, Harrison JA. Survival of terrestrial soil—dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. *Funct Ecol* 2002; 16: 353-6.

34 Klironomos JN. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 2002; 417: 67-70.

35 Cronk QCB, Fuller JL. *Plant Invaders: The Threat to Natural Ecosystems*. London: Earthscan, 2001.

36 Welk E, Schubert K, Hoffmann MH. Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity Distrib* 2002; 8: 219-33.

37 Blackburn TM, Duncan RP. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 2001; 414: 195-7.

38 Schmidt KA, Whelan CJ. Effects of exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation. *Conserv Biol* 1999; 13: 1502-6.

39 Lovei GL. Global change through invasion. *Nature* 1997; 388: 627-8.

40 Webb SD. A history of savannah vertebrates in the New World. Part II. South America and the Great Interchange. *Annu Rev Ecol Syst* 1978; 9: 393-426.

41 Bell RHV. The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. In: Watson A, ed. *Animal Populations in Relation to Their Food Resources*. Oxford: Blackwell Scientific Publications 1970; 111-27.

42 Hale WG. *Waders*. London: Collins, 1980.

43 Sutherland WJ. Why do animals specialize? *Nature* 1987; 325: 483-4.
44 Morell V. On the many origins of species. *Science* 1996; 273: 1496-502.
45 Walker AF, Greer RB, Gardner AS. Two ecologically distinct forms of arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Loch Rannoch. *Scot Biol Conserv* 1988; 43: 43-61.
46 Meyer A, Kocher TD, Basasibwaki P, Wilson AC. Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* 1990; 347: 550-3.
47 Seehausen O, van Alphen JJM, Witte F. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* 1997; 277: 1808-11.
48 Martin C. *The Rainforests of West Africa*. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991.
49 Sage B. *The Arctic and its Wildlife*. London: Croom Helm, 1986.
50 Wikelski M, Tarlow EM, Raim A, Diehl RH, Larkin RP, Visser GH. Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature* 2003; 423: 704.
51 Ben-David M, Hanley TA, Schell DM. Fertilization of terrestrial vegetation by spawning Pacific salmon: the role of flooding and predator activity. *Oikos* 1998; 83: 47-55.
52 Bergerud AT. Prey switching in a simple ecosystem. *Sci Am* 1983; 249 (6): 116-24.
53 Lyon RH, Runnalls RG, Forward GY, Tyers J. Territorial bell miners and other birds affecting populations of insect prey. *Science* 1983; 221: 1411-13.
54 Paine RT. Food web complexity and species diversity. *Am Naturalist* 1966; 100: 65-75.
55 Paine RT, Vadas RL. The effect of grazing in the sea urchin *Strongylocentrotus* on benthic algal populations. *Limnol Oceanogr* 1969; 14: 710-19.
56 Hixon MA, Brostoff WN. Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science* 1983; 220: 511-13.
57 Mead C. *Bird Migration*. Feltham, UK: Country Life, 1983.

第 5 章　群落和生态系统

没有任何生物生活在与所有其他生物的完全隔离之中。我们在前一章看到了不同的生物彼此既长期又短期地在相互作用，为资源而竞争并且在若干地区彼此排斥。在进化时间上，这能够导致种群在若干方面特化，也许在它们获得食物的方面，或者在它们吃的食物类型方面，或者在它们最适应的小气候类型方面。这可以导致单一原始物种进化为两个和多个物种，如同巨大的树千里光的情况那样（见第 69 页），这个过程将在下一章更详细地阐述。然而，存在物种相互作用的其他方式。一种动物可能排他地以另一种为食，因此消费者在分布上与其食物物种相关。这在一些蝴蝶物种中特别典型，它们的毛虫可能对某种植物有十分特异的食物需求，像北美洲的王冠蝶和马利筋。这种情况对寄生虫和它们的寄主也是一样，寄生虫的分布完全受其寄主的分布区的限制。一些植物可能是完全依赖于特殊的授粉媒介或者种子散布媒介。甚至人类的散布也在一定程度上受我们的家养动物和栽培植物的气候要求的限制。

这些是依赖性的例子，但是也存在不同情况：生物实际上可能不是互相需要，倒是对环境有相似的要求。例如，许多植物物种需要潮湿的环境，但是不能够耐受经常积水，并且它们经常在满足这些要求的特殊生境中被一起发现。其他的物种可能在它们的矿物质供应上需要某种元素，比如钙，而这些物种会在石灰质土壤上被一起发现。只要竞争没有导致这个或那个物种消灭，这些物种就可能在一个独特的集群中共存。一个特殊的物种组群在出现上可能有如此规则，以至人们可以从这些物种的一两个的存在预见到一些其他的也将被找到[1]。对于被限制在某种十分独特的生境类型中的窄幅（狭窄的生态幅度）生物，这尤其真实。

群　落

群落是不同物种的集群。它是一个可以在不同空间范围应用的概念，并且它也可能仅指按它们共有的分类学或在总集群中的角色可区分出的特殊生物类群。于是我们可以说峭壁的鸟类群落，或者一种土壤的微生物群落，或者一块草地的植物群落。因此，虽然“群落”这个术语可以指见于一个地点的现生物种的总集群，它们以一系列不同方式相互作用，形成一个包含植物、动物和微生物组分的复杂组群，但是它也可以在一个比较有限的意义上使用。当它用于描述在一个群落中起一种特殊作用的动物比如吸食植物的昆虫时，那时宁可用术语“共位群”（guild）而非群落。一些动物物种，比如那些有很特殊食物需求的食草动物，可能与某种植物形成密切的、依赖的联合，而别的物种可能对由特殊的植物集群提供得最好的一定空间建筑条件具有需求。再者，这样的关联的结果是自然界中植物和动物的群落的存在，在一个地理区域之内，它们可能在地形类似的和环境可比较的地点上重复，并且在其物种组成上它们可能是很可预言的。

植物群落的研究已经发展为生态学的一个独立领域（时常称为“植被科学”），主要因为群落的植物组分往往是其最明显的特征。在陆地生境，植物通常占有最大的生物量，它们是静态

的，并因此能够容易取样和计数，并且在与像无脊椎动物那样的类群比较时是相对容易鉴别的。绿色植物也都涉及相同的基本功能——捕捉太阳能和固定空气中的二氧化碳——因而在一般群落中能够作为一个独特的生物集合对待。

能够描述、甚而命名和分类的离散植物群落，对人类思维的有序是很有吸引力的，在绘制区域地图和评估它们的自然保护价值的过程中，且在确定植物管理计划上，肯定是有价值的。植物群落作为离散的实体究竟有无客观真实性，整个 20 世纪都在激烈争论，往往翻出两位美国生态学家的观点，弗雷德里克·克莱门茨（Frederic Clements）和亨利·格利森（Henry Gleason）在 20 世纪一、二十年代就开始讨论了。根本上，克莱门茨把植物群落看做有机的实体，其中植物物种之间正的相互作用和相互依赖，导致它们见于在自然界中频繁重复的独特的群丛中。这个观点被证明既吸引人又实用，为诸如法国的布劳恩·布朗凯（Braun Blanquet）和英国的阿瑟·坦斯利（Arthur Tansley）等生态学家们早期描述和分类植被的尝试奠定基础。

格利森的论证强调植物物种各自的生态需求，指出没有两个物种有十分相同的需求。任何两个物种的分布范围或生态范围精确重叠非常罕见，地上植物区系和树冠之间关联的程度往往比人们从偶然观察中可能假定的微弱。在这一问题上应用统计技术马上证明，虽然物种在经常出现的集群中往往重叠，但是当遇到物种的物理限制时这些类群的组成会有地理上的差异。最近 1 万年左右有关动物和植物物种过去历史的研究也证明，它们在其历史的某些时间接触，但是它们也周期地由于气候变化而分隔。我们现在观察到的关联往往是相对晚近起源的，并且应当被视为是短暂过渡的，某些物种碰巧重叠是历史上的一刹那。群落的概念，依照这个思想学派，必须认为是有用的但是有点人为的，植被实际上是一个空间和时间上的连续统。

这两条描述植物群落的途径可以以图 5.1 所示的图形表达，图中个别物种的分布按环境梯度刻画。这可以表示任何环境因子，诸如土壤湿度、酸度、高度等等。一切物种都有给定因子的最适值（如同前文图 4.17 所示），并且有它们自己的生态限度，在限度之内生存和生长是可能的，有的耐度范围狭窄，别的可能耐度范围宽广并因此可能有更广的分布。如果克莱门茨的模型是正确的，那么我们可以预见许多物种在它们的最适值和限度上重叠，如同图 5.1a 所示。但是如果按照格利森的个性概念，格局就应该如同图 5.1b 所示，物种之间很少重叠。大多数研究证明，格利森模型比较接近真实，但是两个概念不是完全相互排斥的。物种可能显示一定程度的簇聚而没有达到离散单位的完全分离，它们更多取决于环境变量的一定集合是否比其他的频繁遇到。还有，自然界中生境之间的明晰边界的存在（正如陡边湖泊的边缘）可能导致“群落”明显地比较离散。许多现代植被分类系统，比如约翰·罗德韦尔（John Rodwell）为描述不列颠的植被类型设计的系统[2]，根据的思想是被选择和描述的物种经常重复地组合时可以用作参考点。这个类型的方案容许范围广阔的中间类型存在的可能性，如果格利森的观点有效的话，那是人们预期的。

离散群落的存在取决于物种之间正向的相互作用，而这总是不容易解释的，尤其在植物的情况下，植物基本上都寻求阳光、空间、水和土壤养分的相同资源。物种之间的竞争性的、负向的相互作用，比相互有利的相互作用更容易看得到。生态学达尔文主义的途径，也引导我们怀疑在涉及物种之间相互作用的假说中的任何利他主义暗示。但是正的关系的确能够出现[3]，例如我们往往发现，当处在特殊的灌木植物遮盖下，乔木物种作为籽苗生存最好，如同来自加

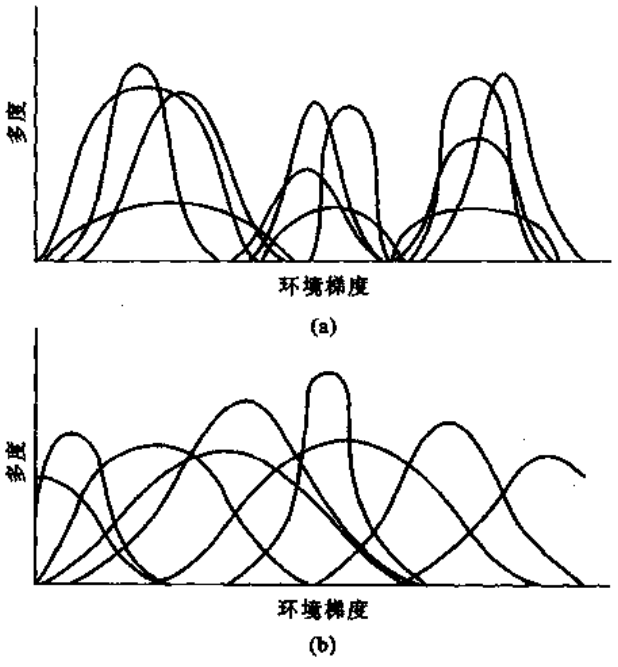


图 5.1 两个植被模型的图示：(a) 克莱门茨的模型，其中物种的需求重叠，导致独特的“群落”分离；(b) 格利森的“个性”模型，其中每个物种独立分布，并且显而易见没有分明的“群落”。

利福尼亚的岸生栎（*Quercus agrifolia*）的情况那样[4]。已经发现这种树 80% 的籽苗，刚好位于两个物种灌木的遮盖之下。这种在一个物种上体现的另一个物种的“保姆”效应在自然界不是不常见，并且是“促进作用”的一个例子，那是演替过程的一个重要要素（见第 55 页）。在所有的植被研究中，导致物种之间的正关联的促进相互作用的可能性，必定与导致负关联的竞争相互作用平衡。

范围在这种论证中的重要性是非常明显的。随着我们增加研究区域的大小，越来越多的物种被记录在一起，并因此显得正关联，而减少抽样区域大小必定不可避免地导致负关联。此外，植被本身往往被看做一种镶嵌[5]。植被的斑块可能是处在从扰动或地区灾变的恢复，或者从一棵老树的死亡或人类采伐的恢复中的不同阶段上。或者植被可能简单地反映构成基础的地质、土壤或水文的格局。所有这些能够既在时间上又在空间上影响物种分布和关联的格局，并且每种类型的扰动会导致不同空间范围的植被格局（图 5.2）。如果镶嵌的不同要素之间

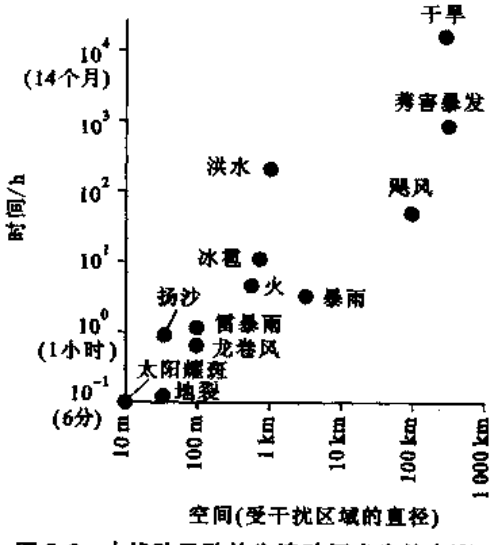


图 5.2 由扰动导致的生境破坏产生处在不同恢复阶段的斑块镶嵌，这导致可以看出分开的生物“群落”的参差景观。斑块的空间尺度如同这里所示，依干扰类型而不同，注意在轴上 log/log 尺度。(自 Forman[5])

的边界是明确的和良好界定的话，那么“群落”之间的划分也将比较分明。或许这就是为什么群落概念，尤其在植被研究中已证明在像法国和瑞士等国家比较有用，那儿有在广泛的人工碎片和耕地上进化了上千年的十分古老的栽培景观。而在这样广泛的农业活动是相对晚近的事的国家，比如美国和澳大利亚，由植被的连续统而不是由分明的斑块镶嵌占据的景观仍然继续存在。

生态系统

群落的概念只包括现生生物而忽略了那些生物在其中生活的物理和化学环境。如果我们包括这些——构成基础的岩石和土壤、流经生境的水和渗透土壤并围绕植被的空气——我们就有一个更为复杂的、相互作用的系统，叫做生态系统。群落的概念注重在相互关联中的不同物种，而生态系统主要关心把不同生物相互联系起来的过程。

有两个基本概念构成生态系统概念的基础，分别是能量流和营养循环。能量，起初由绿色植物将太阳辐射固定成一种化学形式，作为食草动物摄食植物的结果移动进入食草动物，而后由于食草动物本身被消费而移动进入食肉动物。因为食草动物难以消耗全部可利用的植物材料，又因为食肉动物并不吃掉其猎物的每一片有机体，所以有些活组织可以在被吃前自然死亡。这些死组织构成一种能源，可以被食腐动物、食碎屑者和分解者利用。于是，我们可以按生物的摄食关系分类任何群落中的所有生物。实际上，这通常形成一系列复杂的摄食网，每个物种与许多别的物种有关，不是作为摄食者就是作为食物。

食物网可以非常复杂，尤其在生物多样性高的生态系统中。图 5.3 是在波多黎各埃尔贝尔多（El Verde）的一个热带雨林的食物网[6]，并且相互作用的复杂性甚至在这个简化的图解内也非常明显。在这里生物的大类群不是分成它们的个别物种，因为这样做会使该系统太过复杂而不能形象化。但是真实的生态系统在所示的每个方框内都有物种的多度，每个物种都有它自己特殊的生活方式，或者生态位，并且各在摄食关系的相互作用网络中占据一个或多个特殊位置。

在这种图解里的箭头指示消费者和它们消费的生物——吃草者和植物，寄生虫和寄主，捕食者和猎物之间的联系。但是它们也能视为能量流动的路线。图解的底层水平由植物及其产物组成，植物在光合作用过程中俘获太阳能，通过从大气中吸取二氧化碳气体，以它构成大分子，在有机物质中储存了这种能量。这些化合物包括花蜜的糖、木头的木素、叶子的纤维素等，而它们是食草动物或者碎屑食用者和分解者可利用的。来源于大气的碳也与从土壤获得的元素结合：与氮结合形成氨基酸乃至蛋白质；磷使用在磷脂里，磷脂形成活细胞膜的主要组分。所有这些都组成消费者和分解者的食物资源。能量从初级消费者通过食物网流动，时常在活的或者死的生物身体里短期贮存，它往往在动物自身进行的呼吸过程中以一种能量的形式损失，并且最终全部耗散在生态系统的呼吸热量输出中。在图 5.3 中表示动、植物死后残余物返回分解者可利用的碎屑物，并且由此回通进入食物网。

正如这里表述的那样，把生态系统想像成一系列层次是方便的，因为生物以一种层次化的顺序获得它们的能量，结果能量从一种动物传递给另一种。但是把一个动物类群整个放在一个

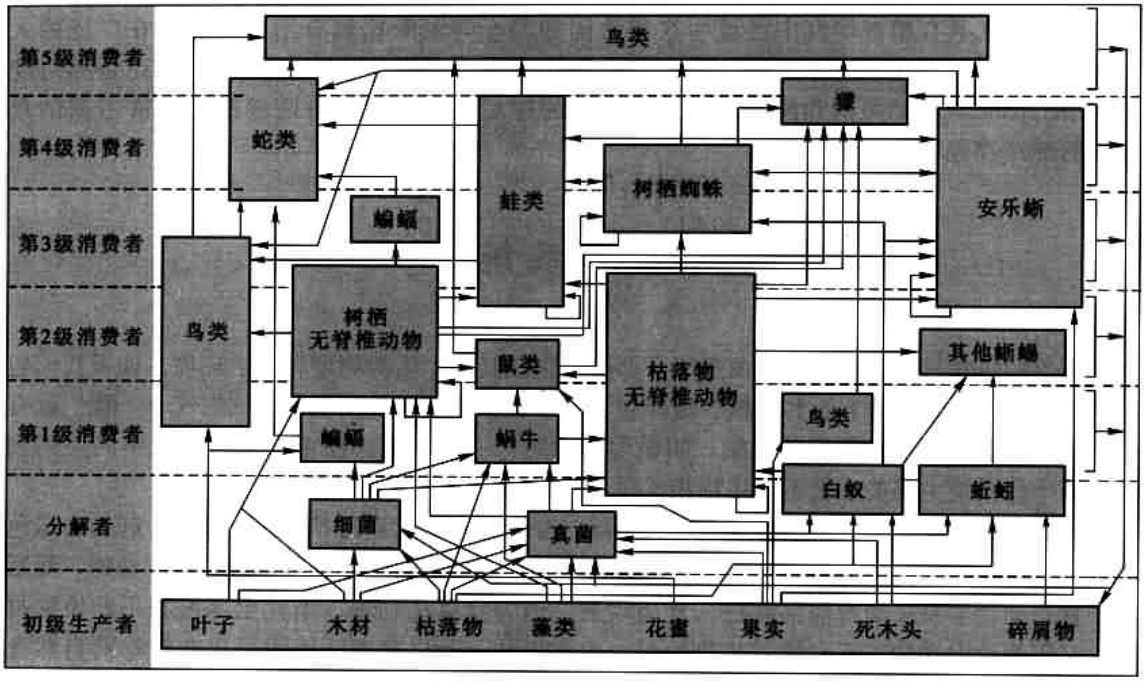


图 5.3 从在波多黎各的埃尔贝尔多（El Verde）的观察推演的一个热带雨林的食物网[6]。生物首先是分类学上的类群（进入方框），而后按照它们在系统中的摄食地位排列在一系列层次中（营养级）。若干分类群在不止一个营养级上（例如鸟类），因为它们的组分物种的多样的摄食习性。在此图解中来自死组织的碎屑物被带回到有初级生产者（绿色植物）的基础级。

特殊层次内是过于简单化了，因此，按照鸟类是吃果实（初级消费者）还是草食和肉食无脊椎动物（2 级和 3 级消费者），或者它们是否作为处在食物网顶端的捕食者摄食，它们在图解中表示了 3 次。对于这些顶级捕食者，它们最终接受的能量经过了许多生物和许多摄食（营养）级。因为能量是从一个营养级到下一级的每一次传递中损失的，达到顶端肉食动物的能量，要比在食物网的底层可用的能量更加有限。这是为什么顶级肉食动物一般在数量上比在系统低位的动物少的一个原因。

生态系统有能量的输入和输出，但是这些一般地是相对简单的。太阳能是大多数生态系统的主要的能源，并且呼吸和因此作为热的能量损失是主要损失。但是有些生态系统是例外，比如深海的水热喷口，那里的细菌俘获从与无机化学物质诸如铁和硫有关的反应和从喷口喷出的甲烷释放的能量（见第 310 页）。有些生态系统，比如流过森林的小溪和河口的泥地，其大部分能量来自可能以植物碎屑的形式得到其他生态系统的第二手能量。因此生态系统能够彼此交换能量。

能量最终作为低级的热量散失，而养分元素诸如钙、氮、钾和磷不是不可挽回地以这种方式消失。它们与能量循着同一途径在生态系统之内循环，但是最终回归土壤，植物又从土壤再利用它们。生态系统之间发生元素的运动，而在陆地生态系统中，水循环（水的运动，从海洋到大气的水蒸气，通过降水并经由溪流和江河再回到海洋）在生态系统间传

递和转移元素上起了主要作用。除在降水中获得的养分外，在大多数生态系统中养分的其他主要来源是构成基础的岩石的逐渐降解（风化），这补充被植物和被水渗滤土壤转移的元素。通过土壤的水运动也淋溶未曾结合的养分，并且把它们从一个生态系统带到另一个，通常是从陆地生态系统带到水体生态系统。生态系统的数量和流量的知识帮助我们有效地管理它们。如果我们想在任何给定的营养级上收获生态系统（例如在第二营养级上的羊），那么我们必须保证养分的转移速率能够由来自降雨和风化的自然输入补偿。如果这做不到，那么我们必须或者降低利用的级，或者作为肥料添加亏空的元素。一种供应短缺的元素可能会限制生态系统生产力的速度。

因此生态系统概念涉及系统内物种相互作用的一切复杂性，但是相对于生态系统包含的过程看来——生产力、能量流、养分循环等，它就是一个能够在多种多样范围应用的概念——无论用于朽木上的一坑水，整座森林还是甚至整个地球。就养分而言它基本上是一个封闭的系统，但是仍然有能量的输入和输出。生态系统概念已证明是一个十分有用的概念，不仅在它提供理解生物之间相互关系和与物理环境的相互作用的帮助上，而且因为它为我们将其作为支持人类人口的一种资源加以合理使用打下基础。

生态系统和生物多样性

生物地理学者、生态学者和自然保护论者的一个重要问题是，多少物种是保持一个生态系统功能真正需要的。任何给定的生态系统运作所需有一个基础物种的最小数目，此后别的物种对此都是多余的吗？换句话说，有的物种是多余的吗？要是情况是这样，我们就可以从一个生态系统中消除物种，直到减掉一切多余物种而对生态系统没有任何影响，那以后生态系统将因物种数进一步减少开始受到损害（图 5.4a）。一个可能的替代模型是根据对于生态系统的功能一切物种是同等重要的假设，因此每个物种的失去都使得它效能差一点，如同图 5.4b 中图解所示。这是一个线性关系模型，从这个生态系统除去任何物种，都使得它在功能期效能较差。第三种选择（图 5.4c）是有的物种在生态系统中起关键作用，并且当失去它们时生态系统起作用的能力有突然的下降，这时常被称为“铆钉假说”。有的物种可以从这样一个生态系统失去，在生态系统的功能上造成的影响如果有也很小。但是如果关键的物种之一失去了，那么整个结构就削弱了，正如从一艘船的船身镶板去掉一个铆钉会发生的那样。当然也有一种可能性，如果去掉最后一个重要的铆钉，整个结构就可能崩溃。这个概念联系着关键种概念（见第 105 页），关键种是在一个生态系统的功能上起一种特别重要作用的物种，许多其他物种取决于它的存在和活动。这样一个物种可能是大型的，像一个池塘中的海狸；或者很小，比如高山的碎石陡坡上固定氮的地衣。关键种在一个生态系统稳定性模型中起铆钉作用。还有最后一种选择，叫做特异性模型，其中生态系统的稳定性和功能发挥完全独立于存在多少物种。在这种情况下任何物种失去的后果是完全随机的。图 5.4 显示如果任何一个主要的非随机假说成立的话，一个生态系统中物种数量的减少或增加的预期结果[7]。

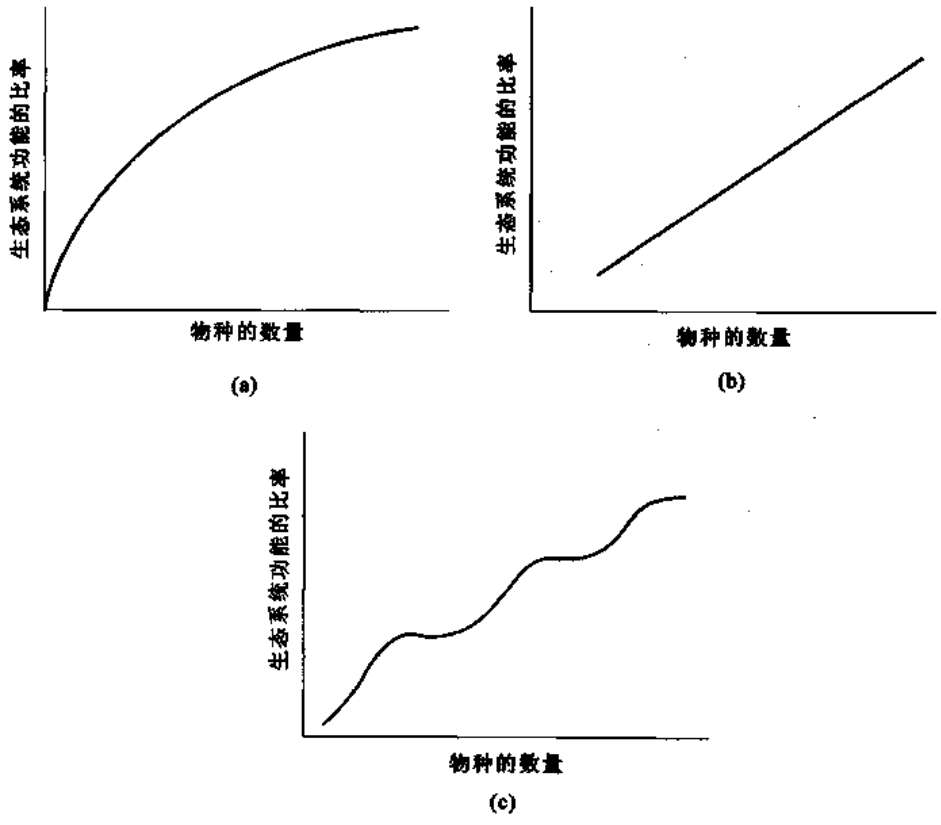


图 5.4 在一个生态系统中物种的数目和它的功能比率（例如初级生产力、分解者、能量周转等）可能的关系：(a) 多余物种假说，在物种密度高的地方，一些物种可以失去而不影响生态系统功能；(b) 线性模型，其中每个物种都是相等的，任何一个物种的失去都因此降低生态系统功能的效能；(c) 铆钉假说，某些物种在支持生态系统功能是关键的（"铆钉"），这些物种的失去对生态系统功能有一种不同的效应。

概念专栏 5.1 都监测种在生态系统中是重要吗?

明尼苏达大学的戴维·蒂尔曼（David Tilman）和他的同事们[9]，通过他们在野外装配的群落实验研究多样性和生态系统的功能问题，并且他们广泛地对劳顿类群（Lawton group）得到一个相似的结论——物种更多意味着生态系统功能比如生产力和养分保持更好。然而，通过指出在一个生态系统中不是所有物种是同等重要的（"重要"在这里意味着失去它的影响比可以预见的大），他们前进了一步。并且，一个物种怎样重要部分取决于其他物种存在。例如，来自豆科（Fabaceae）的植物在生态系统的养分循环中往往起了显著作用，因为它们与固氮细菌在它们的根部有共生关系，作为死亡、分解和元素循环的结果，最终使得这些额外的氮可以为其他物种利用。一个生态系统失去豆科的成员因此能够对养分循环并最终对生产力产生比例不一的损害。但是一个豆科物种的重要性取决于是否有该科的其他成员存在，如果没有，它的失去就可能会有很大影响。实际上，这一类型的一个物种可以视为一个关键种（见第 105 页）。

因此，依据它们的失去造成的影响，不是所有物种都是相等的，并且如果一个物种是某一个特定功能类群的惟一代表，比如一个生产者、分解者或者氮固定者，那么它的重要性显然比较大。在一个生态系统中，可利用的功能类群的范围对于其有效发挥功能，比它依据分类学的生物多样性可能更加重要。

这些模型既在实验室也在野外受到了检验，但是关于哪一个比较接近自然情况似乎迄今还没有一个简单的回答。伦敦帝国学院（Imperial College）的约翰·劳顿（John Lawton）及其研究组[8]，使用了可控环境室中的小型生态系统（"ecotrons"）检验这些假说。保持土壤条件和小气候恒定，他们在总数 9 和 31 之间变动动物和植物物种的数量。他们发现物种丰富的生态系统，在初级生产力上，并且也在植物组织积累无机养分上，比物种贫乏的生态系统（它们发展了更复杂的植被结构）更加有效。这提示多样性以一种类似于线性假说模型中表现的方式影响生态系统功能（图 5.4b）。但可能的是继续添加物种可能最终把该系统带到一个饱和点（如同在图 5.4a 中那样），因此实验并没有解决问题。然而，它引导我们否定生态系统功能与多样性无关或者随机相关的可能性。

来自锡拉丘兹大学（Syracuse University）的萨姆·麦克诺顿（Sam McNaughton）和他的同事们，在东非塞伦盖蒂国家公园的稀树干草原草地上，进行了一个自然生态系统的野外研究，提供了一个关于更多的动物物种怎样能够造成更好的生态系统功能的范例[10]。比较热带草地的大型哺乳类食草动物畜群牧食的生境和因树起栅栏排除这些动物的生境，他们证明了若干养分诸如氮和钠，在游牧的生态系统循环得更加有效。因此游牧动物实际上丰富了它们占据的生态系统的养分可利用性。加之，在这个角色上有的物种比别的物种有效，并且失去它们对于生态系统的功能会特别严重，那是很可能的。

一个有关的但是或许甚至更难回答的问题，是多样性对生态系统的稳定性有无影响。英国的生态学家查尔斯·埃尔顿（Charles Elton）首先（在 20 世纪 50 年代）提出，一个比较复杂和丰富的生态系统应该也比较稳定——意指它比较不受诸如传染病或有害生物爆发造成的激烈波动的影响。这似乎是一个合理的提议，因为经验表明这样的不稳定性往往是简单的生态系统的一个特征，如同农业单作的情况。复杂的食物网可以提供对有的物种可能变得稀少的任何干扰的缓冲，这也在讨论。有一个复杂的网，就有更多的猎物切换的机会，如同猞猁和兔子的关系那样（见第 104 页）。

然而，数学建模的发展作为了解种群的一条途径，没有提供所期望的结果。它们表明，在一个多样的生态系统中的物种，受不幸事件比如干旱或者疾病影响造成的波动，丝毫不比一个简单生态系统中的物种少。然而，虽然个别物种可能仍旧波动，但是如果系统比较多样和复杂而不是物种贫乏和简单的话，整个生态系统的功能可能比较少受这样的机遇事件的伤害。于是，个别物种在多度上可能升降，但是生态系统因为可以利用许多其他竞争者来取代灾变事件的不幸受害者而生存。戴维·蒂尔曼[11]在他自然植被样地的野外实验中示明了这种可能性。这些样地有的受到一种以干旱形式的无计划的自然干扰之害，而物种数量比较高的样地遭受生物量的下降比物种少的样地轻。因此，虽然丰富度并不保证个别物种成功甚或生存，但是它为生态系统提供了更大的应付灾难的能力，这对自然保护学家和农学家都有明显的教益。在自然保护方面，我们正在经历着的全球生物多样性的丧失，可能十足地影响着整个生物圈的功能发

挥[12]；在农业方面，使用复种制而非农业上单一物种的植物群丛，将对系统的生产力和稳定性两方面提供好处——对边缘区域尤其如此。

这场争论中最后一点需要澄清，那就是我们用“稳定性”精确地指什么呢？一个稳定的生态系统是难以偏离它目前的组成或功能的生态系统吗？这条定义是依据惯性界定稳定性。或者一个稳定的生态系统是能在干扰后迅速恢复到它原来状态的生态系统吗？这是使用弹性概念作为界定稳定性的基础。当然，两种观点都是大多数人关于稳定性的概念中固有的。或许组合两种观念的最有效的办法，是通过采用可预见性作为稳定性的一种测度[13]。一个稳定的生态系统应该以一种可预测的方式运作，不论在其运作路径上的命运怎样，生物多样性看来似乎都能通过为某些敏感物种在受到特殊胁迫时的失败提供“生物学保险”使生态系统可预测。

这些各种各样的实验结合了群落和生态系统的概念，并且提出了有关群落组成影响生态系统运作方式的问题。这些是生物地理学上非常重要的问题，因为我们必须有能力评价特定物种在一个区域存在或者缺失，将怎样影响其余物种的行为和生存。随着我们开始认识到世界变化着的程度大多是我们自己这个物种活动的后果，我们就必须有能力预测在物种分布和集群上生物地理学更迭的结果。

全球范围的生物集群

我们已看到我们能够以不同方式和在不同范围看待植物、动物和微生物的物种集群。我们可以采用分类学途径鉴别我们在一个区域发现的全部生物，分析它们一起的关联，并且可能界定我们能够分类和命名为群落的物种类聚。我们看到了虽然这样的界定好像是有点人为，因为通常缺乏它们之间截然的界限，但是这种界定可以是非常有用的，它使得生物地理学者能在地区内绘制生物区系图。我们也看到了以不同方式看待群落是可能的，这取决于它们的生物的和非生物的组分怎样相互作用。使用这种生态系统观点，物种的分类学同一性不如它们各自在系统内的功用有意义。于是每个物种属于一个特殊的功能类型，开头由它们的摄食系统决定，但是也由其他方面比如它的固氮能力等决定。

在全球范围里，群落概念的应用被物种限制在一定的地理区域复杂化了。举例来说，伊朗北部的荒漠灌丛植被（图 5.5）[14]，当我们选择一个具有相对同一密灌丛的区域，并且在一个比方50 m×50 m 的范围里取样，我们能够看出最重要的物种（一种落叶的木本植物宽翅霸王 *Zygophyllum eurypterum*）的个体和一些比较小的矮灌木［例如白草蒿（拟）（*Artemisia herba-alba*），见图版 5.1a］。在一个更大的覆盖数百平方千米范围观察，可能看出与在冲积平原上水的运动有关的景观格局和由于人类村落和不同放牧强度的干扰。更潮湿的地区由不同的灌木（波斯琐琐 *Haloxylon persicum*，见图版 5.1b，和柽柳属多种 *Tamarix* spp.）占据，盐碱滩由耐盐的植物（例如猪毛菜属 *Salsola*）而村落周围地区由耐放牧的、往往有毒的植物物种（例如骆驼蓬 *Peganum harmala* 和麻黄属多种 *Ephedra* spp.）占据。在这个观察范围，因此挑出在某种类型的环境胁迫（盐度、干旱、放牧等）下都具备存在能力的物种“群落”是可能的。这些群落由特殊的物种表征，它们大多数是限制在世界的这个地区的。相似的荒漠灌丛植被例如在加利福

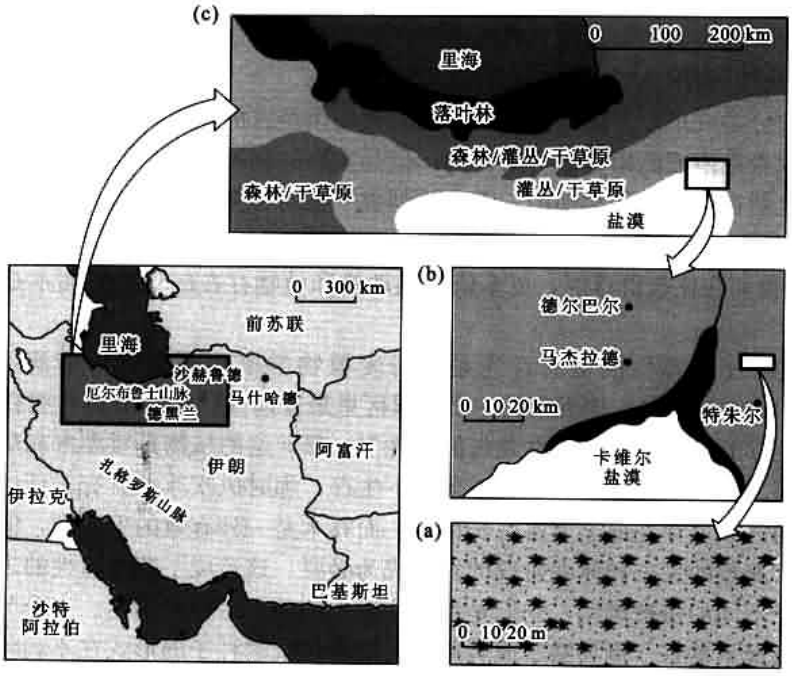


图 5.5 取样范围对不同类型植被描述的适当性的作用，由伊朗北部的植被图解：(a) 在一个数十米的范围里，灌丛一个个是明显的，并且它们的特殊的同一性能够确定。宽翅霸王（*Zygophyllum eurypterum*）的灌木倾向于均匀间隔，而更小的植株白草蒿（*Artemisia herba-alba*）（小点）出现在它们之间。(b) 在一个数千米的范围里，不同的物种组群形成各异的集群（"群落"），它们有自己的组成物种，能够应付不同的环境胁迫（干旱、盐度、放牧等等）。盐漠除盐生植物的一个属猪毛菜属（*Salsola*）外，几乎没有任何植被。潮湿的冲积扇边缘和河边有琐琐属（*Haloxylon*）和柽柳属（*Tamarix*）灌木群落（深色阴影）。除了村庄由于过度放牧和薪柴采集造成植被丧失外，土地表面大多数覆盖着霸王灌丛（淡色阴影）。(c) 在数百千米的一个范围里，植被可以依据外貌形式（落叶林、森林/草原、灌丛/草原、荒漠等）而非物种集群来了解。

尼亚的莫哈韦沙漠（Mojave Desert），在一般外形上密切类似于伊朗的灌丛，但是有不同的物种，诸如木馏油柴（拟）（*Larrea tridentata*，与霸王属在同一科）和一种豚草丛豚草（拟）（*Ambrosia dumosa*，与蒿属是同一科）。

当在全球范围里考虑植被，在世界的不同部分的相似气候位置的比较上，按照植被的外貌（一般形态和生活型）分类比使用分类学有帮助。如果我们在伊朗地图上上移一级范围（图 5.5c），并且观察伊朗的北部，在那里观察的单位分成组群，诸如温带落叶林、森林/灌丛、灌丛/草原和荒漠，那么对以外貌进行植被分类和制图的需要是明显的。世界的任何部分的植被的一般性质依据它的大体结构和形状表达得最好，而这是受主要因子诸如气候和土壤的类型控制的。相似的格局在世界的不同部分一再发生，因此十分相似的植被类型可以在这些区域的每一个中进化，如同在伊朗和加利福尼亚的荒漠灌丛的情况那样。植被类型的这种相似性可以导致在各个区域相似动物类型的进化。陆地的大范围的生态系统（被称为"生物群落"）的一种普通分类已经发展，并且包括了如下主要类型：荒漠、高纬度和高海拔的冻原、北方针叶（森）林或者"泰加"、

温带森林、热带雨林、温带草原（北美洲的“北美高草原或普列利群落”、欧亚的“干草原”、南美洲的“南美草原或潘帕斯群落”和南非的“南非稀树干草原或裴勒得群落”），最后有地中海型气候区域的硬叶密灌丛或“夏巴拉群落”。

把世界植被分类成单位的任何系统必须要避免使用特殊的物种类群。虽然巴西的雨林在许多方面与西非或者东南亚的雨林是可对比的，但是实际的物种集群是十分不同的。它们的相似性主要是由于它们在结构上是相似的，都由排列成一系列层次的高大乔木占优势，它们大多数是常绿和阔叶的。还有其他的相似性，比如都存在栖居树冠的灵长类和植物授粉往往由鸟类完成的事实等。本质上，我们在比较群落时，更多依据其动物和植物存在的功能型而不是它们的分类学亲缘。

植物中间的“生活型”的概念首先是由丹麦植物学家克利斯顿·劳恩凯尔（Christen Raunkiaer）在1934年提出。他观察到一个气候区里最普遍或优势的植物类型有一种非常适合在现今条件下生存的形态。因此，在北极的条件下，最普遍的植物是矮灌木和垫状物种，它们的芽紧贴地平面。它们以这种方式在冬季条件下生存，那时风吹冰粒具有对任何高位芽的擦伤作用。在温暖的气候里芽在地上通常生长良好，而乔木是一种有效的生活型，但是周期性的寒冷或者干旱使营养枝的失去和休眠阶段的发育成为必要，这造成了落叶习性的进化。比较久延的干旱造成一个不同的植被类型，它们是带有比较小的地上结构的灌丛。有季节性干旱的区域的一些植物，以地下器官（例如鳞茎或者球茎）或者休眠的种子的形式在不利时期生存。动物也表现适应于不同气候的分明的生活型，在寒冷地区有抗寒的、季节的或冬眠的生活型，而在荒漠有抗旱的皮肤或角质层的生活型。不过，动物生活型通常远不如植物的生活型容易识别，所以生物群落主要是按它们含有的植物生活型区分的。

劳恩凯尔识别的植物生活型包括以下几类：

① 高位芽植物——木本植物，芽在地平面以上超过25 cm（10英寸）处。他又把这些分成不同大小的类。

② 地上芽植物——芽在土壤表面以上，但低于25 cm的植物，包括木本和草本两个类型，通常为垫状形态。

③ 地面芽植物——全年生芽在地平面上的植物，或在生长季节有多叶的茎，或有基生莲座叶。

④ 地下芽植物——芽在土壤表面以下的植物，有块茎、球茎、芽、根茎、块根等。

⑤ 沼生植物——沼泽植物。

⑥ 水生植物——水中植物。

⑦ 一年生植物——作为种子在不利季节生存的植物。

虽然劳恩凯尔强调了全年生器官在他的植物生活型分类上的重要性，但是他也承认：叶的大小和形状是重要的，大的、不开裂的叶与热带的湿热环境特别相关联，而小的、表层粗糙的厚叶（硬叶）是比较干燥地区的植物的表征。他把世界不同部分的植物区系分析成组分功能类型，并且发现各个地区有它自己独特的“生物学谱系”。冻原地区由地上芽植物的多度和一年生植物的缺乏来表征；温带草原由地面芽植物代表；热带雨林包含优势的高位芽植物；荒漠是一年生植物和地下芽植物丰富等。

这条外貌途径使用于植被，证明界定和表征那些起初因纯粹根据植物的标准而被称为“植物群系”的单位是可能的。植物地理学者使用这些植物群系作为基本单位构建了世界地图，并

且发现这些群系与气候带对应显著。其实，在早期往往拿世界所研究区域的植被作为预报气候的基础，因此植被图和气候图彼此有普遍的相似性是不可避免的。

关于世界上生物群落的数目，生物地理学者之间没有什么一致。这是因为往往难以辨别一个特殊类型的植被是否就是一个不同的型，或者仅仅是另一个型的一个早期发展阶段，并且也因为许多植被类型被人类的活动改变了许多。从 Haxeltine 和 Prentice 制作的世界植被地图看，这十分明显，此图复制在图版 5.2a 中[16]。卫星成像术增加了精确度，植被可以借之在全球范围被绘图，但是人类的很大影响，尤其在温带地区和围绕荒漠边缘地区，意味着植被格局和气候格局之间预期的密切关系是不再清楚的了。

然而，当我们从赤道地区的雨林去到北极的矮灌木冻原，有一种明显的生物群落的总体纬度成带现象，而且如果我们在喜马拉雅山调查生物群落随海拔变化，一种相似的倾向也反映在海拔高度上（图 5.6）。从印度北部的稀树干草原和多刺灌丛上升，我们通过大都由干旱落叶树种占据的亚热带季雨林上行。接着是一个灌丛带，它的存在主要是由于人类活动的影响和家养动物放牧的影响。在此之上是温带阔叶林，有栎和杜鹃，它的一般形状和外貌与见于西欧和美国东部的温带阔叶林很相似。针叶林位于栎带之上，主要由雪松占优势，而在这上面的是高

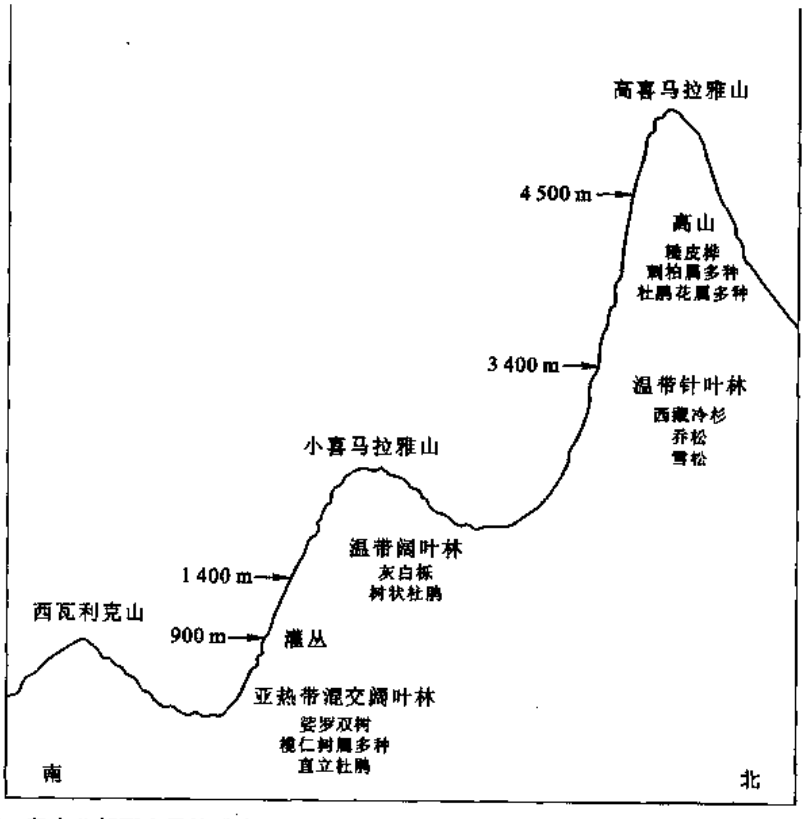


图 5.6 印度北部西喜马拉雅山图解剖面，显示主要植被类型的近似海拔高度范围。随着人们经过的海拔高度增加，植被带相似于从低海拔走到高海拔所发现的。灌丛带(900～1400 m) 被人类的毁林所强烈改变。

山桦和刺柏密灌丛，它往上通到高山的冻原和永久积雪。海拔高度顺序因此显著反映纬度带，但是距离短得多。

如果我们把生物群落对着气候变量比如降水和温度画图，生物群落和气候之间的联系就甚至变得更明显[16]，如同在图 5.7 中做的那样。再者，生物群落之间的划分不是像这里表示的那样明确，但是每个生物群落占据一个满足特殊气候要求的地区，那是明白的。因此，为了了解生物群落分布的全球格局，了解构成基础的气候格局和它们的原因是必要的。

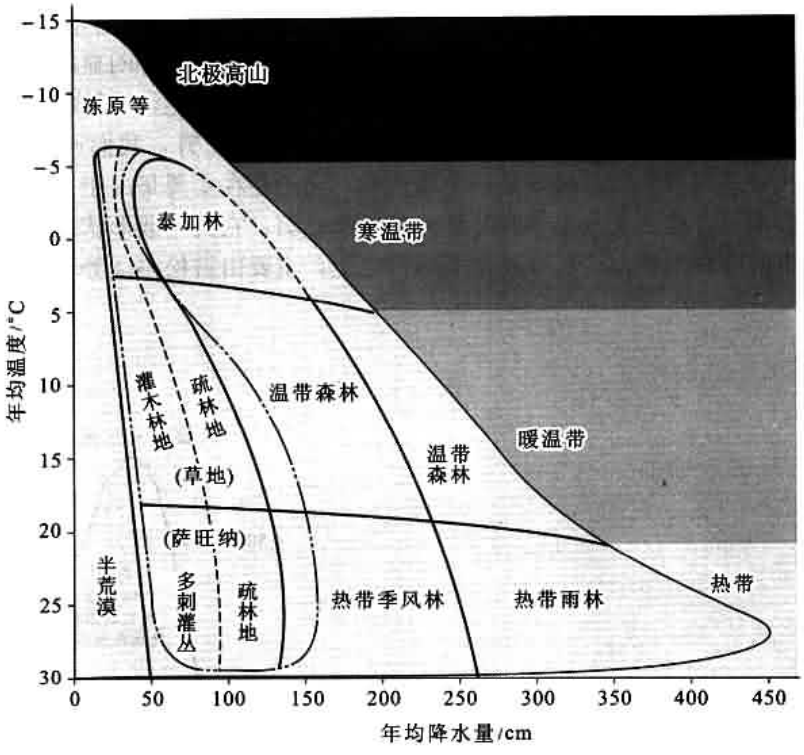


图 5.7 主要陆地生物群落相对于年均降水量和年均温度的分布。在以虚线分界的地区内，包括海洋性、干旱季节性和人类利用土地等许多因子，可能影响发展中的生物群落类型。(自 Whittaker[16])

气候的格局

一个区域的气候是一年中的所有季节经历的整个系列的天气条件——温度、降雨、蒸发、阳光和风。一个区域的气候的确定涉及许多因子，特别是纬度、海拔高度和相对于海洋和陆块的位置。气候又主要决定能够在一个区域生活的植物和动物物种和甚至生活型或者功能型。

气候依纬度变异有两个原因。第一个原因是地球的球形造成太阳能量就纬度而言的不均匀

分布。当太阳光的入射角接近 90 度，太阳能量覆盖的面积缩小，因此有一个增大的热效应。在高纬度，太阳能量覆盖面积宽广，于是极地气候寒冷（图 5.8a）。一年中正午照到 90 度阳光的精确纬度不同：3 月和 9 月时是在赤道，6 月时在北回归线（23.45 °N），12 月时在南回归线（23.45 °S）。这两条回归线标志了界限，越过了界限太阳就决不会在头顶上方。这种季节波动的效应在一些地区比在另一些地区深刻。

气候的变异的第二个原因由气团移动格局引起（图 5.8b）。空气在赤道上方加热了，因而上升（形成一个低压区），并且向两极移动。随着向两极移动，它逐渐冷却，密度增大，直到它下降，在那儿形成一个副热带高压区，成为回归线无风带。来自这个高压区的空气，或者向赤道或者还向极地移动。向极地的先锋气团最终遇到从极地向南移动的冷气流，在那儿空气冷却并且下降（形成一个高压区域）。在两个气团相遇的地方，形成一个不稳定的低压，那里天气是易变的。

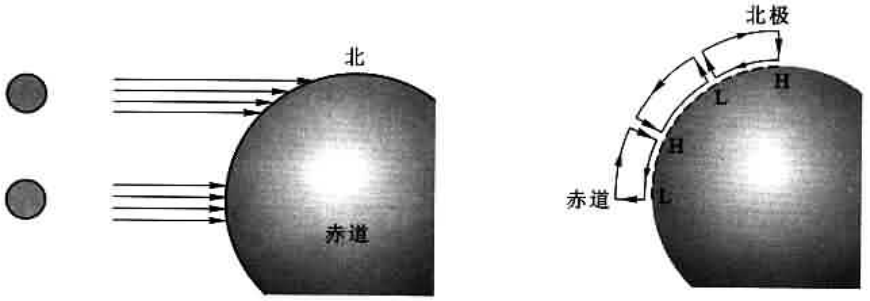


图 5.8　气候类型：(a) 由于地球是球形，两极地区单位面积接受的太阳能比赤道地区少；(b) 北半球的环行气团（环形框）的主要格局。H，高压；L，低压。

这个理想化图形因科里奥利效应（Coriolis effect）变得复杂了，效应以它的分析者法国数学家噶斯帕尔·科里奥利（Gaspard Coriolis）命名，它是由地球东西向旋转引起的。这种力倾向于使移动中的物体在北半球偏向行程的右侧，而在南半球偏向行程的左侧。结果，向赤道移动的风变成了偏东风，这些“信风”（贸易风 trade winds）来自南北两半球，因此在赤道相遇，而这个地区称为“热带间辐合带”（intertropical convergence zone）。在那里这些偏东风吹过海洋，变得湿润，并且这些湿气凝结成雨，一般降落在大陆的赤道纬度的偏东部。相似地，从高压回归线无风带向极地移动的风变得偏西，并且沿大陆的高纬度偏西地区提供雨水。回归线无风带本身是干燥空气下沉的地区，并且沿着大陆的这些纬度形成干旱带。

海洋和陆块的分布又进一步改变了这一简单的画面。由于水获得和释放热量要比陆块缓慢，所以海岸地区热交换是比较缓慢的，而同时湿度比较高。因此，作为陆块加热和这种热量传输到上覆气团的结果，在夏季大陆区域倾向于发育低压系统。反之，在冬季出现相反的情况，大陆区域冷却得比海洋快，而它们的上空发育高压系统（图 5.9）。这一过程的一个效应是大陆低压系统从邻近的海洋吸入潮湿空气，例如从印度洋到东非和印度，引起夏季季风雨。在另一方面，这些区域的冬季通常是干燥的。

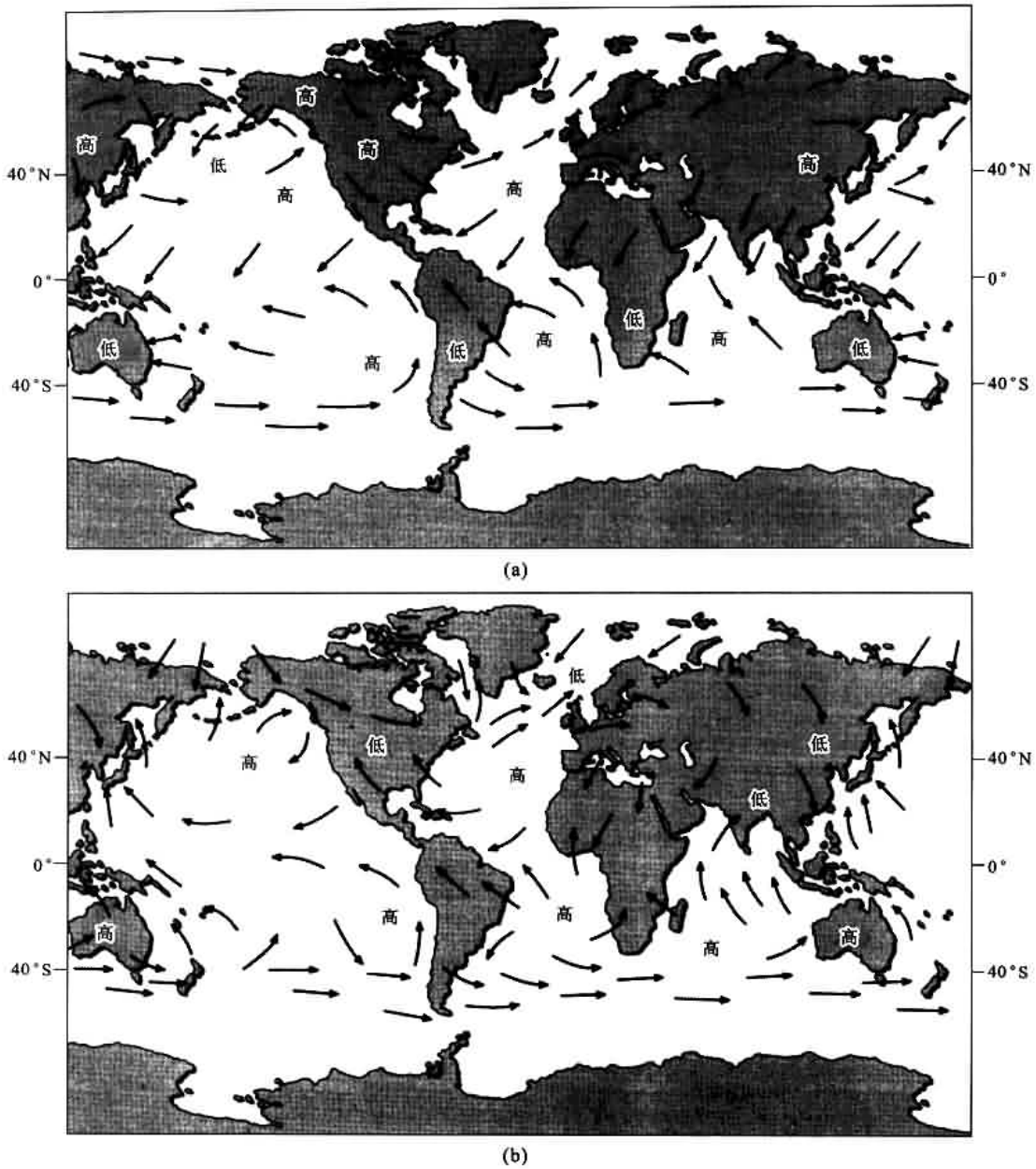


图 5.9 越过地球表面的空气运动的一般格局和高低压区域的分布：(a) 1 月；(b) 7 月。注意 7 月在印度洋风的逆转，把季风雨带进印度北部和东非。

海洋的全球循环格局在决定世界气候格局上也有巨大的重要性（图 5.10）。来自大西洋的赤道地区的温暖的表层水向东北被带往冰岛和挪威，温暖了北冰洋的这一部分，使它整个夏季持续无冰，并且带给整个西欧温和环境。随着水体冷却，它密度变大并且下沉，随

着它回头到南大西洋而颠倒它的流动格局。从这里，寒冷致密的水可能流进印度洋，它在那里得到新的暖热，或者它可能继续环绕南纬，并且最终向北移动进入太平洋，在那里获得热量。一经加热，比较不致密的水就循着海洋表面移动，并且返回大西洋。这个所谓海洋循环的“运输带”有助于把赤道的许多暖热散布到更高的纬度，特别在大西洋沿岸。没有它，高纬度就要冷得多。其实，地球近代历史的冰川时期的一个主要特征，就是全球海洋热运输带关闭。它对生物群落分布的作用是明显的，举例来说，北方针叶林在斯堪的纳维亚扩展的纬度比在阿拉斯加高得多。

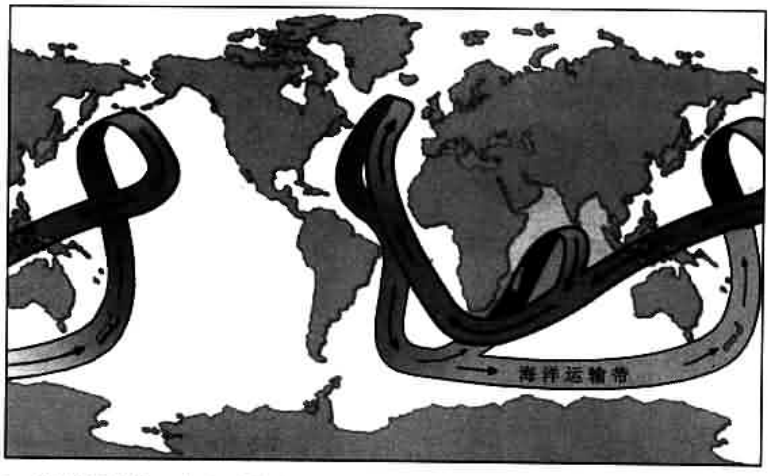


图 5.10　海洋运输带，把温暖的低盐度表层水从东向西带进北大西洋，把寒冷的高盐度深层水从西往东带进太平洋。

在陆块和洋流的加热和冷却效应之外，气候也受海拔影响。平均起来，海拔每上升 100 m（330 英尺）气温下降约 0.6℃，但是这依照盛行条件变动很大，尤其依坡面的朝向和陡度与迎背风情况而变。因为温度依海拔升高而降低的趋向，栖居在热带和亚热带高山比如印度北部喜马拉雅山上的生物（见图 5.6），与其周围低地的生物相比，可能与寒冷地区的植物区系和动物区系更相像。然而，虽然温度一般随此类山地上升而下降，其他环境条件并不是恰好完全地反映在比较高的纬度地区发现的环境条件。例如，高纬度的冻原区域典型的昼长的季节性变化，在热带山地的“高山”地区是见不到的。同样，太阳高度角引起的高照射度产生昼夜温度的可观变动，也不见于冻原地区。因此，动植物依海拔高度的分带现象不会丝毫不差地反映全球的纬度分带现象，那是不足为奇的。并且，由于这些气候差别的结果，单个物种的北极宗和高山宗在它们的生理组成上往往不同。

方法论专栏 5.2　气候图解

如同我们看见的，动物和植物的一个个物种，还有生活型，受它们的环境的整个范围的物理因子的影响，这些因子许多是直接与气候有关的。生物地理学者们因此长久地寻找一种以简

单集中的形式表示气候的办法，能够一眼看到对该地区的生物可能有关键重要性的主要特征。温度和降雨的平均值可能有某种用处，但是如果要了解一种特殊气候体系的完全含义，人们也需要知道季节变化和极值的某些事情。正是带着这样看问题的目的，德国霍亨海姆大学的海因利希·瓦尔特（Heinrich Walter）设计了一种形式的气候图解，现在被生物地理学者广泛使用[17]。这些图解构造的解释在图 5.11 中，而展示选择出的地球的某些主要生物群落气候的气候图解在图 5.12 中。

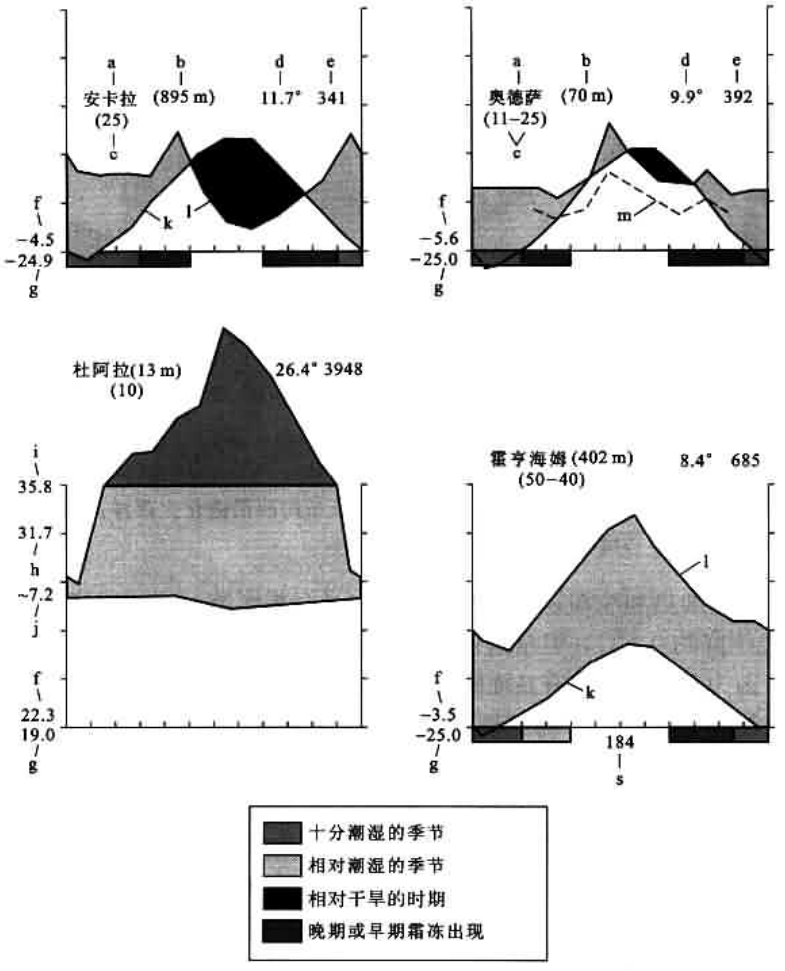


图 5.11 以一种形象上容易领会的方式传达一个地点气候季节变化的许多方面的气候图解，它非常适合确定该区域植被。气候图解的说明：横坐标：月份（北半球 1～12 月，南半球6～7 月）；纵坐标：1 格为 10℃ 或 20 mm 雨量。a、站名；b、海拔高度；c、连续观测年数（如果有两个数字，第一个指温度，第二个指雨量）；d、年平均温度（℃）；e、年平均降水（mm）；f、最冷月份日平均温度最小值；g、最低温度记录；h、最暖月份日平均温度最大值；i、最高温度记录；j、日平均温度变化；k、月平均温度曲线；l、月平均雨量曲线；m、缩小的补充降水曲线（10℃ =30 mm）；s、平均无霜期天数。有的值缺失，有关台站无可用数据。（依 Walter[17]）

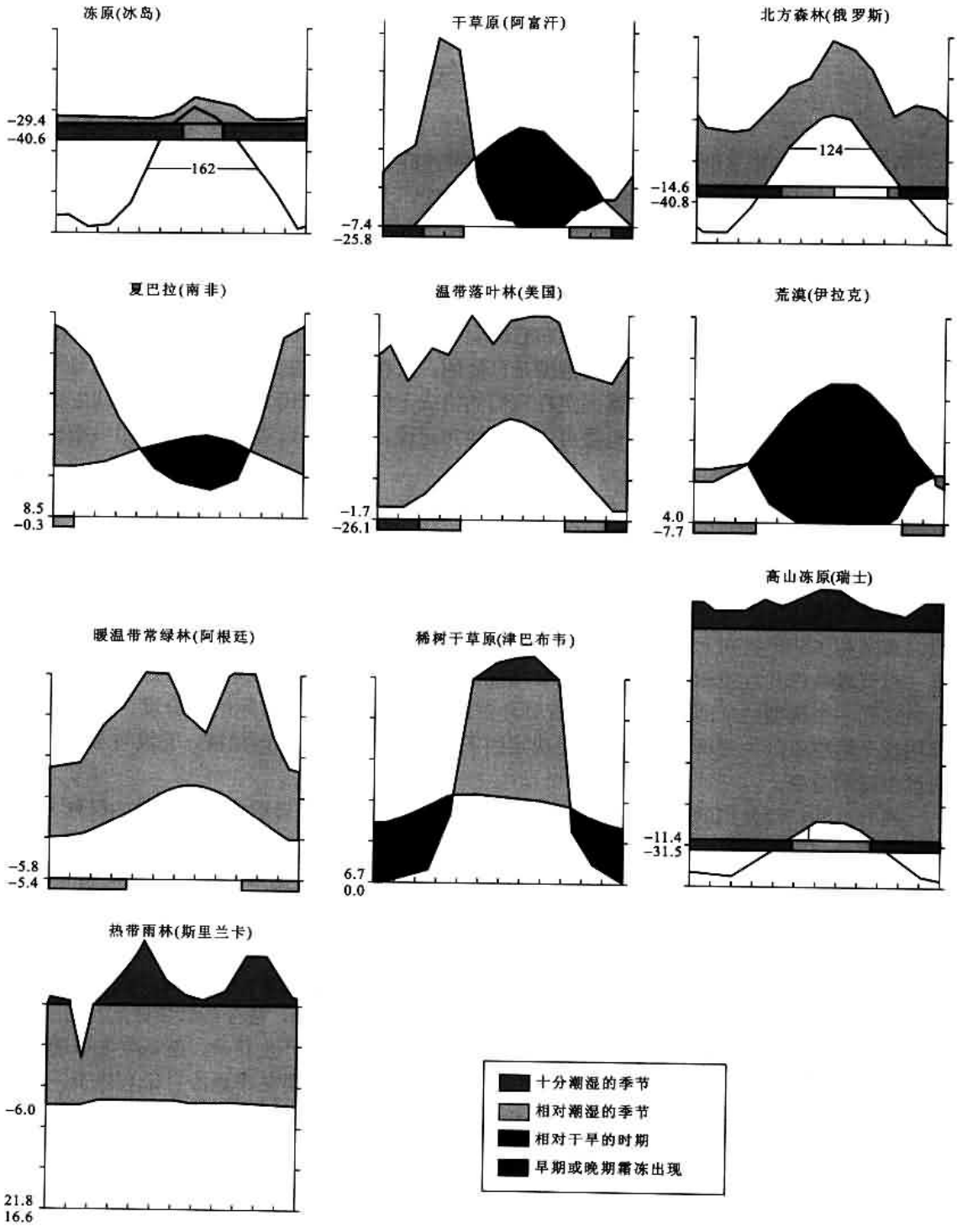


图 5.12　来自主要陆地生物群落的代表性气候图解

生物群落和气候建模

在按照生活型定义的植物群系和气候之间的普遍联系是明显的，但是在研究植被和气候之间的联系时，现代生物地理学者要求比较健全的方法，尤其如果他们所处的位置将预测气候变化事件的未来的话。外貌（即植被的形状和形态构造）是劳恩凯尔及其直接追随者能得到的仅有信息。植物群系存在，只是需要描述和绘图，他从这样的基本观点出发开展工作，因此他实际上是与克莱门茨的植被观点一致的。但是我们现在有详细得多的有关不同植物类型的生理学的信息，包括它们的对冷或热的耐受性和它们应付干旱和洪水的能力。当所有这些信息汇集在一起，更加精确地界定植物功能型的范围是可能的，这在分类、制图和了解植被及其与气候的关系上是有用的。摆脱把生物群落固定在它们的组成上的见解，代之以我们可以承认生物群落之间地区变异和过渡的可能性，也是可能的。换句话说，我们可以对全球植被采用一条比较格利森派的途径。

最尽心竭力的尝试之一是E. O. 博克斯（E. O. Box）的努力[18]，他根据哪种植被能够在全球范围里描述，编纂了一份90个植物功能型的名录。他能评定他列出的植物功能型的气候耐性和需求，包括温度、降水和它们的季节变化。然而，单是降水就能够误导，因为其他条件比如高温和强烈太阳辐射能够导致水分的迅速蒸发，因此一项表达降水与潜在蒸腾作用（水从表面蒸发和水从植物向上移动并耗失）比值的潮湿指标是需要的。一旦这些资料可用，那么检查一组气候条件并且预测可能找到的植物功能型以及它们的相对多度和重要性，就是可能的。来自这样一个模型的预测[19]然后能对着野外观测核验，看模型与实际的拟合度。当然要记住使用这个模型做的预测将是根据气候是决定因子的假设展示出可能的植被，它没有考虑人类对自然生境的改变。

最有效和广泛使用的全球植被和气候相关的模型之一，是来自瑞典隆德大学的科林·普伦蒂斯（Colin Prentice）及其同事们构建的[15]。他们在构建世界植被的计算机模型的努力中，寻求保持一条简单的途径，他们只使用了13个功能型，不只根据形态学，而且根据生理学，尤其植物的温度耐性。他们认为最低温度决定了木本植物的分布而特别重要，如同劳恩凯尔正确肯定的那样。例如，如果受到霜冻，大多数的常绿阔叶热带乔木冻死。温带落叶乔木比如栎树，受低于−40℃的低温之害，而许多北方常绿针叶的松柏类，比如云杉和枞树，能够应付−45℃和−60℃之间的温度。有一些针叶落叶松柏类，比如落叶松，甚至能忍受更低的温度。

在另一方面，许多温带树木如果要在下一个春季有效发芽和产生花朵，就需要冬季的寒冷，因此这种需求必须构建到模型里。它意味着有一些常绿针叶树需要冬季最冷月份有低于−2℃的平均温度。然而，在生长季节暖热也是需要的，甚至长在寒带的乔木合适的光合作用活动也需要大约5℃。在另一方面，长得较低的植物，比如矮灌木和垫状地上芽植物，可以在最温暖的月份平均温度仅0℃的地方有效生存。为考虑一个区域的湿度，普伦蒂斯及其同事们还使用了博克斯发展的那个类型湿度指数，构建模型考虑湿度季节变化。

他们的模型顺利考虑所有这些和若干其他气候变量，并且确定哪个功能型可以生存，然后评定哪个可能是占优势的。以这种方式推导了该区域的可能生物群落。模型的结果示于图版

5.2b，它刻画了东、西两半球可能生物群落的分布。模型从植物功能型的需求开始，根据在世界的不同部分哪些功能型能耐受既定气候条件并将其汇集成团，在这方面它基本上是格利森学派的。有关多少生物群落存在，或者它们应当怎样组成，没有任何初始假设。事实上，呈现17个陆地生物群落，正如能在地图上见到那样。这些生物群落的模型预测与可用的实际信息十分合理地一致（见图版5.2a），由Olson汇总。我们得记住信息是不完全的（因此在现实世界地图中的间断），往往反映了人类文明活动而非可能植被的结果。

这条生物群落的全球分类和绘图途径的重要性是它给我们提供一个强大的模型，在模型上我们可以设计新的环境和观察它们的可能结果。不同类型的气候事件可以加上，而生物群落分布的后果也可以估计。因为我们知道若干类型农业与这些生物群落的关系，我们也可以检查气候变化对世界的不同部分的农业潜力的影响。

变化中世界的生物群落

现在普遍接受的是气候在变化，多半作为人类在生物圈活动的结果[20]，因此可以预期我们观察的生物群落（见图版5.2a）周围的边界随上升的全球温度在改变。根据二氧化碳增加的预测性模型的理论研究和温室效应的发展，已经广泛使用于估计全球温度的未来趋势，但是模型本来是复杂的，并且许多变量仍然不确定。然而，现在已牢固确立，全球温度最近150年已经并正在上升，已大约增加了1℃，并且有一些证据表明增加速率本身在增加，过去50年有约0.5℃的增量（见图15.2）。生物地理学者面临的一个主要问题是构建新的气候体系下气候和生物群落的模型。

这是一个十分复杂的过程，包括许多不同阶段。正如我们已经看到，构建与气候有关的今日植被模型并产生十分紧密的拟合是可能的。下一个阶段是操作模型中的气候，模仿我们认为在相对晚近的过去（比方说6000～21000年前的状况，例如见[21]）的条件，那时非常不同的条件集合在起作用（见第10章），并且一个冰川时代是在离去的过程之中。如果模型能够产生植被图，它对应于我们从化石纪录知道的从前的植被，那么它就应当证明其强大得足以规划未来了。

但是建模者们面临的问题不应该被低估。最为显著的困难之一是确定反馈机制的范围[22]。举例来说，如果作为大气二氧化碳水平升高的一个结果，全球的植被变得更具生产性，这会怎样影响温室系统呢？如果在受到干旱的区域植被变得更稀疏，这将造成更多能量反射回到空间吗？一些生物群落将变得更易着火吗？如果是这样，它们将怎样改变呢？如果地球温度的升高影响全球海洋运输系统的流动，这会怎样影响未来气候呢？

一个海洋的纷扰业已变得明显，即太平洋中称为厄尔尼诺的现象。在“正常的”条件下，强劲的风从南美洲向西吹，越过太平洋吹向印度尼西亚，把雨水带到西太平洋群岛[20]。深海洋流在相反方向上流动，取代被风所移置了的表面水，这些洋流携带养分到南美洲西岸，造成高的浮游生物生产力和丰富的水产。在一次厄尔尼诺事件中，风减弱了，雨水系统东移并沿南美洲和中美洲西岸造成暴雨，而西太平洋（印度尼西亚、加里曼丹、马来半岛、北澳大利亚、甚至夏威夷）经历干旱。在世界的其他许多部分也感觉到厄尔尼诺的后果，包括亚马孙河流域

和南非的干旱、尼罗河一次低水平泛滥和印度一场弱的季风。新近，厄尔尼诺事件更频繁出现，并且它们的作用更强烈，这很可能正是上升的全球温度和它对太平洋的大气/洋流循环格局的影响的一个后果。我们很可以预期，作为这样的变化的后果，生物群落格局会发生变化。

也许我们对世界生物群落的态度因目前迅速变化的情况而过于静态。图 5.7 中刻画的生物群落和气候关系的图画，是安慰性的和最保险的，但是它也是根据平衡的观念。它假定植被有时间在它的气候模子里安居。在到来的世纪里，情况不可能是这样，而我们需要发展更动态的态度和模型，应对我们对我们的活动在世界的生物区系集群上的后果的了解[23]。

如果正如可以合理地预期的那样，生物群落的界限随着气候变化而变动，那么保证不同的生物群落的例子是小心保存的，并保证它们的生物多样性不因为生物的群落没有能力改变它们的分布区来对气候变化做出反应而丧失，就成为极端重要了。这种能动性的缺乏，可能作为生境片断化和建立物种移动的人工阻限（比如农业用地）的一个结果。意识到这点后，纽约世界野生动物基金会开始了选择世界一切生物群落最好的典型例子的任务。迄今他们已选择了 136 个陆地“生态地区”（ecoregions）（以及 35 个淡水和 61 个海洋生态地区）。这些实际上是在第 3 章（第 52 页）讨论的生物多样性热点的一个扩展，但是强调了代表一切生物群落，甚至不大多样的生物群落的重要性。自然保护区的重点不应该总是放在个别的物种上，也应该放在整个生物群落和它们的自然生境之上。

摘　要

1. 以离散的单位出现并且它的物种组成可预见的生物“群落”的思想是吸引人的，对生物地理学者是有用的，但是自然界往往展示物种集群的连续变化，取决于物种的个别需求。

2. 如果景观由片断化的斑块组成，那么在自然界群落更可能是可识别的。

3. 生态系统是相对于非生物世界考虑生物集群（动物和植物）的一种有用办法。它是一个概念，根据能量经过一系列摄食（营养）级别流通和元素在生物与物理世界之间循环的思想。

4. 生态系统概念的使用和群落内生物功能型（生产者、分解者、氮固定者等）的见解，提供了考察生物多样性对自然系统的关系的一种办法。它让我们问这样的问题：所有物种都是实际需要的吗？

5. 全球生态系统，生物群落，最好依据功能型界定，不是形态的就更好是生理的。然后能够发展生物群落分布与气候有关的模型。

6. 气候—生物群落模型将提供预示地球生物地理学上气候变化结果的一种手段，并且会涉及自然保护和农业二者。

扩充读物

Archibold OW. *Ecology of World Vegetation*. London: Chapman & Hall, 1995.

Crawley MJ. *Plant Ecology*, 2nd edn. Oxford: Blackwell Science, 1997.

Forman RTT. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.

Grime JP. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd edn. Chichester: John Wiley, 2001.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P. *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford: Oxford University Press, 2002.

Smith TM, Shugart HH, Woodward FI. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997.

参考文献

1 Ellenberg H. *Vegetation Ecology of Central Europe*, 4th (English) edn. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1988.

2 Rodwell JS. *British Plant Communities*, Vol. 1. *Woodlands and Scrub*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1991.

3 Callaway RM. Positive interactions among plants. *Bot Rev* 1995; 61: 306-49.

4 Callaway RM, D'Antonio CM. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madroño* 1991; 38: 158-69.

5 Forman RTT. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.

6 Reagan DP, Waide RB. *The Food Web of a Tropical Rain Forest*. Chicago: University of Chicago Press, 1996.

7 Naeem S, Loreau M, Inchausti P. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P, eds. *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford: Oxford University Press 2002; 3-17.

8 Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Phil Trans R Soc London B* 1995; 347: 249-62.

9 Symstad AJ, Tilman D, Wilson J, Knops MH. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 1998; 81: 389-97.

10 McNaughton SJ, Banyikwa FF, McNaughton MM. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 1997; 278: 1798-800.

11 Chapin FS, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH, Sala OE, Tilman D. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 1997; 277: 500-4.

12 Moffat AS. Biodiversity is a boon to ecosystems not species. *Science* 1996; 271: 1497.

13 Naeem S, Li S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 1997; 390: 507-9.

14 Moore PD, Bhadresa R. Population structure, biomass and pattern in a semi-desert shrub,

Zygophyllum eurypterum Bois. and Buhse, in the Turan Biosphere Reserve of northeastern Iran. *J Appl Ecol* 1978; 15: 837-45.

15 Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J Biogeogr* 1992; 19: 117-34.

16 Whittaker RH. *Communities and Ecosystems*, 2nd edn. New York: Macmillan, 1975.

17 Walter H. *Vegetation of the Earth*, 2nd edn. Heidelberg: Springer-Verlag, 1979.

18 Box EO. *Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography*. The Hague: Dr W. Junk, 1981.

19 Cramer W, Leemans R. Assessing impacts of climate change on vegetation using climate classification systems. In: Solomon AM, Shugart HH, eds. *Vegetation Dynamics and Global Change*. London: Chapman & Hall, 1992: 190-217.

20 Moore PD, Chaloner WG, Stott P. *Global Environmental Change*. Oxford: Blackwell Science, 1996.

21 Claussen M, Brovkin V, Ganopolski A, Kubatzki C, Petoukhov V. Modelling global terrestrial vegetation-climate interaction. *Phil Trans R Soc London B* 1998; 353: 53-63.

22 Woodward FI, Lomas MR, Betts RA. Vegetation-climate feedbacks in a greenhouse world. *Phil Trans R Soc London B* 1998; 353: 29-39.

23 Woodward FI, Beerling DJ. The dynamics of vegetation change: health warnings for equilibrium 'dodo' models. *Global Ecol Biogeogr Lett* 1997; 6: 413-8.

24 Haxeltine A, Prentice IC. BIOME 3: an equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochem Cycles* 1996; 10: 693-709.

第 6 章　新颖性的来源

有的昆虫由于与一片树叶或者一条树枝几乎完美的类似，保护了自己不被捕食者察觉。这也许是生物适应它的环境的错综方式的最为生动的例子。其他适应虽然不是总如此明显，但是恰恰一样复杂和彻底。环境的每一个方面都对生物的构造或者生理做出了它的要求：物理条件的平均状态，以及它们的日、年变化范围，变化着的食物供应和多度的格局，由于疾病、捕食者和来自其他生物加大了的竞争而偶然增加了损失。每个物种必须适应这一切，因此它对其环境中的不利条件能够耐受并生存，并且还利用环境提供的机遇。

在 19 世纪早期，人们接受每个物种总是精确地像我们现在见到它那样存在。据认为是上帝创造了每一物种，以及它的精细适应，并且这些保持不变。化石被认为仅仅是别的类型动物的遗存，各自在它存在的期间同样不变，是上帝在一次比如圣经上的洪水那样的灾变（或者多次灾变）中毁灭了它。

在他从 1831 到 1836 年的小猎兔犬号调查船的环球航行中，达尔文做了两项终于导致他重新考虑这些假设的观察。其中之一源自他在东太平洋的、与南美洲 960 km（600 英里）海洋隔离的加拉帕戈斯群岛的 5 周停留（图 6.1）。在那里他采集了不同的鸟类，它们的喙很适合啄食不同食物。有的具有粗大的喙，用来咬开坚果或大的种子；有的具有比较小的喙，以中等大小的种子为食；而其他的有最纤细的喙，以小的种子并且时常以昆虫为食。在大陆上，这些不同的生态位由十分不同的非亲缘类型的鸟类占据，例如鹪鸹、鹦鹉和鹟科鸟类。显著的事实是，在加拉帕戈斯群岛上这些生态位却各由单一类型的鸟类（莺雀）的不同物种占据。看来很

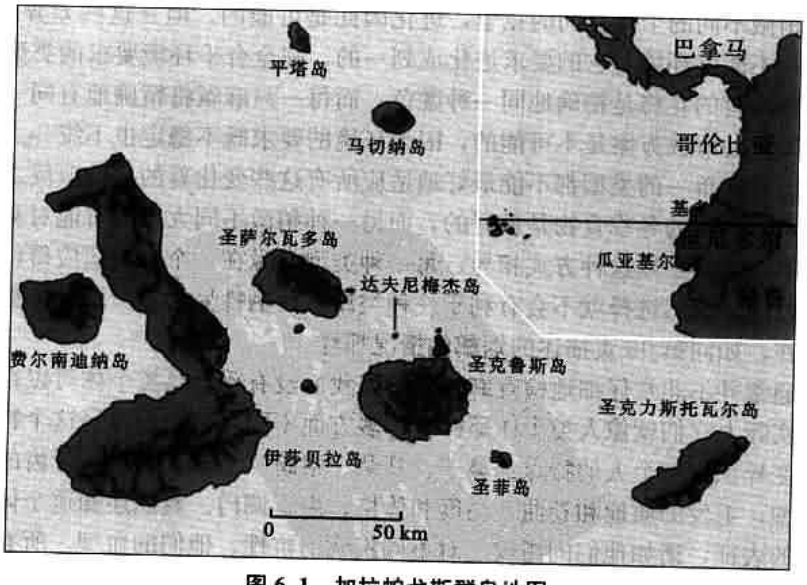


图 6.1　加拉帕戈斯群岛地图

像是早在其他类型鸟类之前，莺雀就已成功拓殖加拉帕戈斯群岛了。在那里，它们无竞争者之忧，能够适应它们正常不能利用的食物和生活方式。然而，这种合乎逻辑的解释直接与流行的物种特征固定的观念相悖。同等令人不安的是达尔文在南美洲找到的化石。化石中的树懒、犰狳和原驼（家养羊驼的野生祖先）都比其现生类型大，但又与它们分明十分相似。同样，现生物种传衍自其他物种是一个直截了当的解释，但是与每个物种都是特别创造而同任何其他物种没有血缘的观点相矛盾。

自然选择

达尔文终于推演出并在1858年发表了的解释，现在已成为生物科学的基本哲学中的一个几乎普遍接受的部分。达尔文认识到，任何一对动物或者植物产生的子裔，远比仅仅代替那一对的要多。例如，许多鱼类每年产数百万颗卵，许多植物生产数百万颗种子。不过，个体数量从一代到一代一般保持几乎不变。可见，它们必定为了生存不得不彼此竞争。仅仅为了达到生殖年龄，它们就必须活过疾病、寄生虫、捕食者、食物和营养短缺，或者不利的气候条件。然后它们必须在为吸引配偶的竞争中，或者在授粉或受精不确定时，按顺序生殖的情况下获得成功。要这样做，它们必定动用它们拥有的和自它们的亲本遗传的所有大量表征。但是，任何个别一对亲本的子裔都不是彼此相同的。反之，它们在遗传表征上都稍微不同。这些变异有的将不可避免地证明比别的个体更好适合个体经历的生活风险。然后具有这些有利表征的子裔将在生存竞争中有一种天然的好处，并且有靠牺牲它们的比较不幸运的亲属而生存的趋势。通过它们的生存和最终婚配，这个自然选择过程将导致这些有利表征进入下一代而得到保持。而且出于同样理由，事情的另一面是比较不利的表征将逐渐从种群中消失。

因为彼此稍微不同的个体之间的竞争，进化因此是可能的。但是这些差异为什么存在呢？为什么每个物种不能就环境对它的要求进化成划一的、完全合乎环境要求的类型呢？例如，那时一个植物物种所有的花将是精确地同一种颜色，而每一只麻雀将精确地有同一大小和形状的喙。这样一种简单的解决方案是不可能的，因为环境的要求既不稳定也不统一。条件处处、天天、季季不同。任何单一的类型都不能最好地适应所有这些变化着的条件。反之，特定大小的一种喙可能对一种麻雀的冬季食物是最好的，而另一种稍微不同大小的可能对夏季的食物比较好。因为当两类麻雀终生以这种方式相异，每一种类型的喙在一个时候适应得稍微好些，在另一个时候稍微差些，自然选择就不会有利于一种类型，而牺牲另一种。两种类型因此在整个种群中将继续存在，如同第98页描述的蛎鹬的情况那样。

因为我们通常并不非常仔细地检查麻雀，所以我们没有察觉鸟类个体可以在许多方面彼此不同。当然，实际上它们就像人类个体那样在许多方面不同。在我们自身这个物种，我们习惯于从众多细微变异识别每个人的特点：鼻子、耳朵、眼睛、下巴、嘴巴和牙齿的精确大小和形状，肤色的类型，毛发的质地和卷曲，高度和体格，声音调门。我们还知道个体也并不相同的其他较不明显的表征，诸如他们的指纹、对不同疾病的抗性、他们的血型。所有这些变异都是自然选择对其作用的材料。在每一世代中那些具有最多有利表征的个体将更可能生存和繁育，

以有利表征比较少的个体为代价。

达尔文的解释和达尔文雀

直到近来都认为进化发生得太缓慢，在现生生物科学研究的时间范围里是不可检测的，因此它只能在化石记录上检测。然而，现在清楚了这种理解是错误的。研究者恰恰在达尔文最先注意到进化证据的地方——在加拉帕戈斯群岛，对只在该群岛发现、现在叫做达尔文雀的鸟类，对进行中的进化实行了最详尽和富有成果的研究。现代的证据提示，这些莺雀传衍自 2～3 百万年前进入加拉帕戈斯群岛的一群南美洲莺雀（相似于昏暗离草雀 *Tiaris obscura*）。

许多年来，英国的工作者彼得·格兰特（Peter Grant）和罗斯玛丽·格兰特（Rosemary Grant）领导的“莺雀站”（Finch Unit）在加拉帕戈斯一个叫做达夫尼梅杰（Daphne Major）的小岛上研究了莺雀，小岛仅 34 公顷（84 英亩），离最近的大岛 8 km（5 英里）。这些莺雀属于地雀属（*Geospiza*），生活在多种生境中，利用许多食物来源。有的有窄的嘴，生活在地上，以昆虫、蜗牛等为食；有的有强壮粗大的嘴，生活在仙人掌丛中，以仙人掌种子、花和花粉为食；但是大多数生活在灌木和乔木上，以 20 多种植物的种子、坚果和果实为食，而格兰特研究的正是这一类莺雀。它们中有一种叫做大地雀（*G. magnirostris*），有大的嘴；有一种叫做小地雀（*G. fuliginosa*），有小的嘴；而其他的称为中地雀（*G. fortis*），有中等大小的嘴（图 6.2）。嘴的大小是它们生活的一个重要的方面，因为这决定鸟类最适合吃的种子或坚果的大小。莺雀的身体大小和嘴的大小，都强烈依赖它们的双亲的二者大小，就是说它们的大小有一个强烈的遗传因子。

图 6.2　喙大小不同的加拉帕戈斯地雀，自左至右大地雀（*Geospiza magnirostris*）、中地雀（*G. fortis*）、小地雀（*G. fuliginosa*）和尖嘴地雀（*G. difficilis*）。

莺雀站的工作在乔纳森·韦纳（Jonathan Weiner）的出色的书《莺雀之喙》（*The Beak of the Finch*）中有生动的描述[1]。自 1973 年以来，他们测量和称重了这些鸟类约 19 000 只，属于 24 个世代。它们的种群范围从最艰难和干旱的年份小于 300 只鸟，到最好的年份约 1 000 只。自 1977 年，莺雀站识别、测量和环志了每一只鸟个体，记录了与它婚配过的其他鸟、它们有多少子裔、多少生存并依次婚配等。他们记录了每个类型的食物植物及其种子的多度、种子的硬度，以及温度和降雨的格局。他们的结果分析以令人吃惊的清晰性表明环境年复一年的差异程度和这些变化对莺雀种群影响的直接性。

当食物丰富时，全部 3 个地雀物种都偏爱吃最软类型的种子。在比较干燥的季节，这些中意的种子比较少，因为它们是由比较小的植株生产的，它们在干旱中容易枯萎和死亡。结果，每个物种便特化起来，它们花更多的时间寻找其喙的大小适应得最好的那些种子。例如大地雀

的喙最大而有力，最善于咬开最硬的，属于似匣蒺藜（*Tribulus cistoides*）灌木的种子。这种果实（图 6.3）各包含多达 6 枚大的种子，破裂成坚硬带刺的分果瓣。大地雀能够在不到 1 分钟里咬开 2 个分果瓣，取出至少 4 枚种子，而中地雀超过 1.5 分钟只得到 3 枚种子。因此，在这个特殊的极细小的竞争事例当中，大地雀以 2.5 倍于中地雀的速度收集食物。况且，不是所有中地雀都能够哪怕试一试为这种食物竞争，因为只有至少 11 mm 长的喙才能够咬开分果瓣，喙只有 10.5 mm 长的那些就做不到。同时，小的小地雀不得不以更小的更软的种子为食。这提供了有关形态学（喙大小）和生态学（不同类型的食物的可利用性）之间联系的性质和结果的一个非常典型的例子。

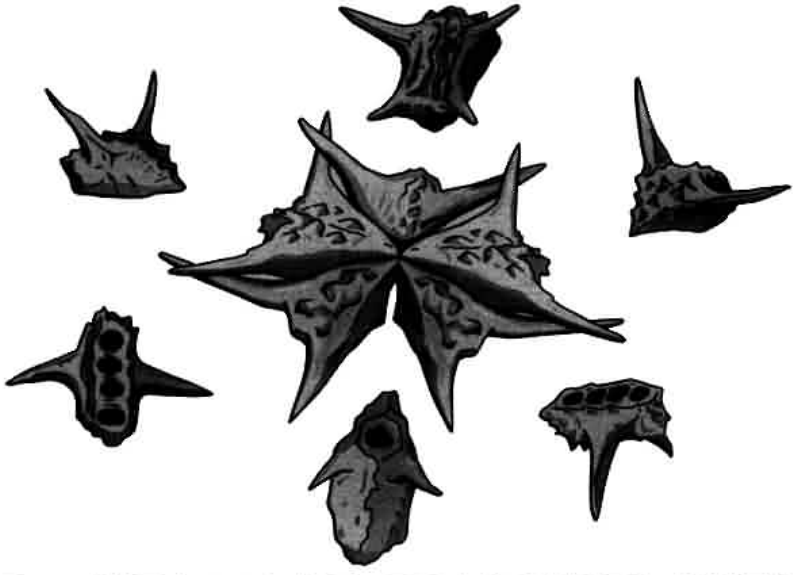


图 6.3 蒺藜属（*Tribulus*）的果实，图示它怎样破裂成分果瓣。这些分果瓣有的已被地雀打开，取走种子，留下空壳。

但是进化不仅是有关存在的相对易度，自然选择是生死攸关的。莺雀站是幸运的，他们的研究包括一个时期，莺雀的适应在这个时期受到充分检验，因为它包含上个世纪最极端的两个年份——最干燥的年份 1977 年和最潮湿的年份 1983 年。这种气候转向对岛上的莺雀有巨大作用。

1977 年的干旱（图 6.4a）首先影响一切地雀可利用的食物总量。在 1976 年的湿季，每平方米土地有 10g 以上的种子。经过 1977 年，由于干旱的打击越来越厉害，植物不能开花和撒下新季节的种子，因此地雀不得不继续吃 1976 年生产的种子：到 6 月，每平方米只有 6g 种子，而到 12 月只有 3g（图 6.4c）。食物短缺首先打击新一代的地雀，因为它们全都取食的小种子短缺，结果 1977 年的全部刚生羽毛的雏鸟死亡在它们的 3 月龄前。但是干旱也打击成鸟。在 1977 年 6 月，达夫尼梅杰岛有 1300 只地雀，在 12 月少于 300 只——仅仅种群的四分之一生存。但是死亡打击只能吃比较软的种子的地雀更厉害。中地雀的数量下降了约 85%，从 1200只降到 180 只（图 6.4b）。但是小地雀受损害最严重，因为它的种群从十几只降到仅仅单只[2]，因此种群只能通过从邻近的大岛圣克鲁斯岛（Santa Cruz）迁入来恢复。最终，干旱对

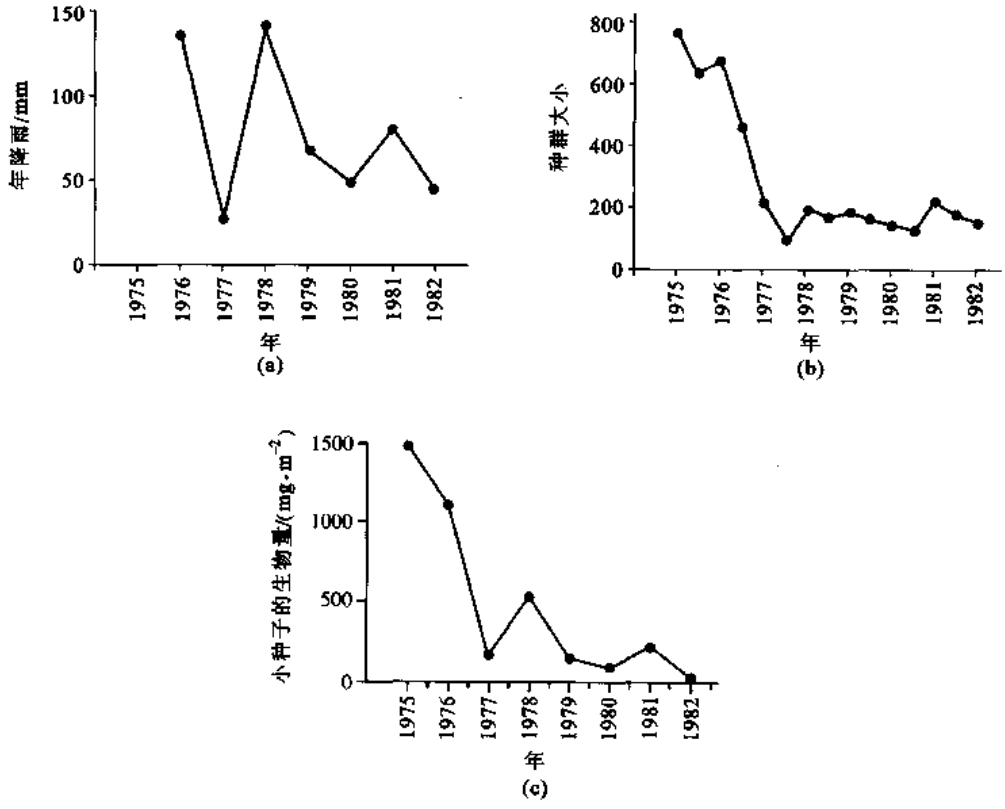


图 6.4 1975—1982 年达夫尼梅杰岛上的变化：(a) 年降雨（1975 年的未知）；(b) 中地雀（*Geospiza fortis*）的种群大小；(c) 小种子的生物量。(依 Grant[16]，并经许可)

有大喙的鸟类打击最温和。生存的中地雀鸟类平均大小比 1976 年种群的平均大小大 5.6%，它们的喙相应地更长（而有力）——11.07 mm 长，9.96 mm 高，与 1976 年的均值 10.68 mm 和 9.42 mm 相比较。

观察并证明自然选择的严酷作用的机会仿佛是不多的，1983 年让莺雀站看到了达夫尼梅杰岛的环境的需求的整个逆转，那是 20 世纪的厄尔尼诺现象最强烈的年份（见第 129 页），降雨是先前已知最大值的 10 倍。岛屿湿透了，它的植物茂盛生长——到 6 月种子的总量几乎大于前一年的 12 倍。这个时候，小而软的种子占优势——它们构成种子总量的 80%，达到比先前最大量多 10 倍。那部分因为比较小的植物舒适地生长，生产更多的种子，还部分因为蒺藜属的生长受到覆盖藤本植物的妨碍。

作为这些有利条件的结果，地雀种群扶摇直上。到 6 月，岛上有多于 2 000 只地雀，中地雀的数量增加了 4 倍多。但是在 1984 年只有 53 mm 降雨，在 1985 年只有 4 mm（分别是 2 英寸和 0.15 英寸）。1973 年的干旱后，如今在相反的方向上有了一个新的剧烈选择的事件。现在是选择比较小的鸟类，有比较小的喙，比较适合吃丰富的比较小的种子[3]。

莺雀故事的这个第二部分寓意条件和选择可能激烈震荡。莺雀站亲眼看见，并且以资料证明了选择压力在 6 年内有过一次完全逆转——那在化石记录上是完全看不见的一个时间跨度。

然而，这个故事有一个最后的曲折。自从达尔文时代以来，都认为这些莺雀属于 3 个上述

名称的物种，按它们的身体和喙的大小不同区分。直到最近才发现，事实上所有这些莺雀都属于一个单一的，非常可变的物种——并且甚至更令人惊奇地，在地上或者在仙人掌植株上摄食的另外3个“物种”也可能是这个单一的、非常可变的物种的一部分[4]。这样，格兰特所观察的莺雀对不同类型食物的可利用性做出反应的相对数量波动，不是在不同的、独立的物种之间进行的。反之，它们涉及了喙的大小不同的鸟类相对成功上的变化。这个适应大概也是得到以下事实的证明：不同的岛屿彼此足够接近，以至鸟类能够在它们之间飞翔，因此不同岛屿的种群在遗传上不是相互独立的。

莺雀站因此看到了在运行中的进化，他们的记录精确地表明达尔文的解释预测的和生物学者长期接受的东西。在食物可用性的格局和与其他种群竞争的格局之内，每个种群适应于它目前的环境。但是那种适应不是不变的：它不能够是不变的，因为环境本身是流动的和可变的。因此，由于环境年复一年产生新的要求，并且提供新的机遇，所以种群的适应将与那些要求和机遇相符合地变化。正是一个物种的表征上的这种变化，在最近几十年导致了常用抗生素耐性的细菌品系的进化，导致DDT和为控制害虫设计的其他化合物耐性的昆虫品系的进化，以及导致现代药物耐性的疟原虫品系的进化。通过进化的适应决不是远远落在我们控制生物世界的努力之后。

那么，人们已清楚的是，作用于一个物种的成员的选择力量如果有所变化的话，它们的表征也可以变化。但是这又产生两个问题：第一，在现生生物内什么机制控制它的表征？第二，物种怎样首先产生？这两个问题现在将依次阐述。

有机体内的控制力量

有机体内的这种力量在于负责传递亲本的性状给下一代的系统。在每个细胞内部有一个稍微晦暗的物体，叫做细胞核，核内有许多线状体，叫做染色体。每条染色体由称为基因的复杂的大分子链组成（见第326页）。正是这些基因的生物化学作用对个体的每个细胞的表征负责，并进而对整个生物的表征负责。于是，可能有特殊的基因决定个体毛发的颜色，而另一个基因可能负责毛发的质地，又一个基因负责毛发的卷曲。每个基因还以许多稍微不同的形式或者等位基因存在。举负责毛发颜色的基因为例，一个等位基因可能引起毛发棕色，而另一个可能引起红色。每个基因可能存在许多不同的等位基因，而这是达尔文提到的构造方面的许多差异的主要原因。

个体当然从它的亲本双方继承表征。这是因为每个细胞携带具有基因的染色体不是一组，而是两组：一组得自个体的母本，另一组得自父本，因此每个基因也存在双份，一份继承自母本，另一份继承自父本。亲本双方都可以具有一个特殊基因的相同的等位基因。例如，双方可能都有棕色毛发基因，这种情况下他们的子裔也将有棕色毛发。但是十分经常地是它们可能传递不同的等位基因给它们的子裔，举例来说，一方可能提供一个棕色毛发等位基因，而另一方提供一个红色毛发等位基因。在这种情况下，结果不是两个等位基因的作用混合或者混淆产生一种中间体，比如红棕色毛发，而是两个等位基因只有一个起作用，另一个显得“悠闲无为”。活跃的等位基因称为显性等位基因，悠闲的一个称为隐性等位基因。哪个等位基因显性，哪个

隐性，正常地是完全固定不变的。在上例中，棕色毛发等位基因可能是显性的，而红色毛发等位基因可能是隐性的。

基因本身在生化结构上是高度复杂的。虽然正常地每个基因在每次细胞分裂中是严格精确复制的，但是由于涉及的分子复杂性惊人，在这个过程中不时地有细微错误发生，那是毫不奇怪的。这可能偶尔发生在导致有性的配子（雄性的精子或花粉，雌性的卵子或胚珠）产生的细胞分裂中。如果发生，由有性结合产生的个体可以表现出完全新的性状，同它的亲本无一相象。在上面给出的例子中，这样一个个体可能有完全无色的毛发。在基因中的这样的突然改变称为突变。

以上概述的遗传系统，能够导致一个隔离的种群以两种方式改变表征。第一，新的突变可能显现，而如果它们是有利的话，就遍及种群。第二，因为每个个体携带好几千个基因，每个基因可能以它的若干不同等位基因之一存在，所以没有两个个体携带精确相同的遗传组成或者遗传型——除非它们是同卵双生，即从单个原来发育着的卵分裂后发育来的。因此，不可避免地每个隔离的种群将终于在它的遗传内容上不同于其他隔离的种群，有的等位基因是比较稀少的，或者也许全然缺如。当婚配在不同的种群中进行时，等位基因的新组合将偶然地在每个种群出现，而这将导致它们之间进一步不同。

无论它们是新的突变，还是仅仅现有基因新的重组，新的表征都将因此出现在隔离的种群之内。赋予生物优点的任何新表征都可能逐渐扩散到种群，因而改变种群的遗传组成。然而，在决定特定个体生存和繁殖与否上，机遇同其遗传组成一样都发挥着作用，认识此点是重要的。即使一个新的、有利的遗传变化在一个特定的个体上出现，它可能由于机遇而在生殖之前死亡，或者它的全部子裔可能相似地死亡，因此新的突变或者重组再次消失。不过，每个遗传变化不论怎样稀少，每个变化都可能在整个种群中以一定的百分比重新出现。在一个比较大的种群中，每个突变或者重组因此将充分频繁地重新出现，以至随机机遇的效应减少。它们赋予的根本性的优点或者缺点，于是将最终把自己表现为繁殖成功的增加或减少。由于这个缘故，进化变化的实际单位是种群而不是个体。然而在比较小的种群，在控制一个特定的等位基因究竟成为普遍或者稀少或者消失上，机遇将起比较大的作用，这种效应称为“遗传漂变”(genetic drift)，因为它不受选择压力的指挥。比较小的种群因此含有较少的遗传变异，并且对它们的环境适应较不密切，它们因此比大的种群更可能变得绝灭。

生物的遗传型在它的形态、生理、行为等方面的表达方式称为表现型。表现型有点可变，并且能够被环境改变。于是，同卵双生（因此有同一遗传型）如果在比如阳光或者可利用的食物的总量上不同的区域培养，他们将最终不同。遗传型的这一细微可塑性从进化的观点看是可贵的，因为它使单一的遗传型可能在稍微不同的生境中生存。

因此，遗传系统提供生物的两个重要品性。第一，稳定性，保证它的复杂的系统起作用并且是适应于环境要求的；第二，可塑性，让它对环境中变化起反应。进化故事最后的和中心的问题是，一个单独的、适应很好的物种，怎样能够分裂成适应于两个稍微不同的环境的两个物种。

从种群到物种

一个特定物种将被找到的陆地（或者水域）面积无论可能是多大，它在那里也不是到处存

在的。任何区域都像是一床不同环境镶拼的被子，是由草地、池塘和林地（密林或者再生林）镶拼的被子——而且正如我们在第3章见到的那样，甚至草地或者林地本身也是由无数不同生境组成的。结果，物种分解成许多彼此分隔的独特种群。而且，没有两个林地斑块、没有两个池塘会是绝对相同的，即使它们处在同一区域土地上。它们可能在土壤或水的精确性质上，在它们的温度范围或者平均温度上，或者在那个所在地成为非常稀罕或者非常普通的，特殊动物或植物物种上不同。每个种群对发生在它自己的所在地上的特殊的环境变化独立地做出反应，并且每个种群的反应也是取决于在它内部发生的新的突变和新的遗传组合的特殊格局。每个种群将因此逐渐在它的遗传适应上与其他的不同。

这个过程一旦开始，就打下了一个新物种出现的基础。要是两个趋异的种群在这个过程还没有走得很远时再次相遇，它们就可能简单地互配繁育和相互融合了。朝着新种出现的下一个重要步骤，是在两个独立种群间的杂种只沿着两个种群相遇的一个狭窄地带见到。这样一种状况提示，虽然继续在这个地带内杂交繁育能够产生一个杂种种群，但是这些杂种不能在别处同两个纯亲本的种群的任何一个竞争。

在自然界中这个逐渐适应的遗传变化导致新种出现的过程所需的时间长度，一般大于生物学家详细研究生物的时间长度。然而，在一个物种已经扩展它的分布区并且在这个过程中适应了新的环境之处，我们能够看到进化变化造成的格局，在景观上作为一种生物地理格局展开。在少数情况下，这个过程的终端产物已经接触起来，并且通过拒绝彼此婚配证明了遗传变化的范围，它们进化成了分离的物种，称为“环种”（ring species）。

环种的最好例子之一是美国西部的蝾螈属（*Ensatina*）的分布格局[5]。故事看来从生活在华盛顿州和俄勒冈州的物种俄勒冈蝾螈（*E. oregonensis*）开始，它扩散进入加利福尼亚北部，在那里形成新物种埃氏蝾螈（*E. eschscholtzii*）。随着这个物种继续向南扩散，包围了圣华金河谷（San Joaquin Valley）的炎热低地，它发展出了有不同遗传组成的种群。这样的一个结果是种群有不同的颜色图案（图版6.1）：在河谷西边的种群变成色素比较淡，而在东边的种群发展了比较疙瘩样的图案。结果，生物学家给它们以不同的名字，但是因为这些种群能够彼此互配繁育，并且发现了杂种，它们因此被承认为单一物种埃氏蝾螈的不同亚种（*E. e. picta*，*E. e. platensis* 等）*。

然而，这两组亚种在两个点接触了。在过去的某个时间，生活在旧金山区域的亚种 *E. e. xanthoptica* 拓殖了河谷东边，它们在那里遇到了“有疙瘩”亚种之一 *E. e. platensis*。在这里，这两个亚种之间的遗传趋异的总量不足以阻止它们互配繁育（图版6.1）。另一个相遇点是圣华金河谷南端之下，在南加利福尼亚，在那里 *E. e. eschscholtzii* 遇到 *E. e. croceater* 和 *E. e. klauberi*。（现今亚种的环在这个区域有一个间隙，或许因为气候变化，但是在洛杉矶的西北和东面都发现 *E. e. croceater* 的种群，这表明链条一度是完整的[6]。）在这个重叠区域的大部分，两个亚种杂交到一个有限程度（该区域的约8%的蝾螈是杂种）。然而，在链条的极南端，两个类型的蝾螈从它们共同的北方祖先趋异以来的时间是它的最大值。结果它们之间的遗传差异是如此之大，它们在那里举止完全像分离的物种，埃氏蝾螈 *E. eschscholtzii* 和克氏蝾螈 *E. klauberi*。

一个原始物种的后裔在它们的遗传组成上彼此趋异远到成了不同的物种，所需要的时间长

* 原文有误，已改正——译注。

度可能没有什么一般规律。决定遗传变化速度的最重要的因子是环境变化的速度。如果它变化迅速，生物必定也变化迅速，不然变得易于绝灭。但是生物能够反应的速度也取决于种群大小。在一个小种群里，遗传漂变的随机效应可能偶尔产生一个新的遗传表征混合物，与环境的要求相称。在大种群里这可能发生得比较少，那里的基因库的纯粹大小使得这种迅速的进化变化可能比较少。

资料恰当证明了的物种形成的最快的例子，是非洲一个小湖里丽鱼科鱼类的一些物种的例子。这个小湖由一条陆地与维多利亚湖大湖分隔，放射性碳分析测年在 4 000 年[7]，而鱼类物种因此在小湖里不能比这更老。见于夏威夷火山山脉山坡的熔岩流之间狭窄山谷中（见第 176 页）的果蝇属（*Drosophila*）物种，许多大概也是只有几千年之久。

多 倍 体

能够通过它出现新物种的一个十分不同的方法是通过多倍性——一个发育着的卵或种子的核中整个染色体组的加倍，因此每条染色体自动地有一个完全相同的复份。这可以发生在一个杂种个体的发育中（在此情况下它能克服任何遗传隔离机制），或者在一个来自单独物种亲本的其他方面正常的个体的发育中。在以上任一种情况下新的多倍体个体都将不可能找到另一个相似的个体婚配，而因此新种通过多倍性起源只有在自体受精普遍的类群中是重要的。只有少数动物类群属于这个范畴（例如涡虫类、蚯蚓科和象鼻虫），但是在这些类群中比例可观的物种大概以此方式发生。然而，在自花授粉普遍的植物中，多倍性是物种形成的一个重要机制。全部植物物种的 1/3 多都以此方式发生，包括许多有价值的作物植物，诸如小麦（见第 285 页）、燕麦、棉花、马铃薯、香蕉、咖啡和甘蔗。多倍体物种也往往比原来的亲本类型大，并且更耐寒和生长旺盛。许多杂草是多倍体。

从这样的多倍性产生的杂草物种的一个例子是大米草，长于全世界海滨泥涂的一类顽强的根茎植物。这类植物有若干种，但是直到 19 世纪后半期两个物种在英国的南安普敦港周围的水中相遇之前，它们没有一种是严重的杂草。一个美洲大米草物种平滑网茅（*Spartina alterniflora*）大概通过船上的污泥携带，被带入那个区域，并且能够与本土的英国物种海滨网茅（*Spartina maritima*）杂交。杂种 1870 年首先在该区域发现，并被命名为汤氏网茅 *Spartina* × *townsendii*。它的细胞核里含有 62 条染色体，但是因为这些染色体是从两个不同的亲本物种派生来的，它们在配子形成前不可能联会在一个适合的对里，因而杂种不能产生能育的花粉粒或者卵细胞。不过它能够营养繁殖，并且它仍旧沿着西欧的海岸被发现。但是在 1892 年，一种新的能育的大米草在靠近南安普敦出现，并被命名为大米草（*S. anglica*）。它有 124 条染色体，是见于不育杂种的染色体数目加倍的结果，因此染色体能够再次形成适合的配对和产生能育的配子。这个新种，由自然多倍性形成，是极其成功的，并且扩散到了全世界，往往因形成植被丛而使沉积物沉淀其中，这样造成了河口淤积，给航运造成问题。

多倍性也可以人为地产生，例如使用秋水仙碱，草地番红花植物秋水仙（*Colchicum autumnale*）的提取物。这种技术已经使用来提供有商业价值的植物新品系，诸如禾谷类、糖用甜菜、番茄和玫瑰。

杂种繁殖的障碍

物种之间有若干不同程度的分离：首先，两个物种在任何环境下不会婚配。其次，它们会婚配，但是它们不会有任何子裔——婚配是不育的。再次，它们会婚配和有子裔，但是这些后代本身是不育的。这样的一个例子是马和驴的情况，虽然它们是分开的物种，但是它们时常一起繁育，所生的骡子（雄）和驴骡（雌）是不育的。最后，两个物种可以一起繁育和有子裔，但是子裔的能育性减少了，因此杂种在与各个物种内婚配的比较能育的子裔的竞争中很快绝灭了。如同我们在加利福尼亚蝾螈的情况中看到的那样，这些不同程度的生物学分离度，反映两个物种彼此分离的时间长度，因而反映各成为独立地和不同地适应于它的环境的所利用的时间。

作为在隔离中独立进化的结果，如果杂种适应不如它们的亲本好，那时自然选择将有利于那些不帮助这个适应比较差的杂种种群永久存在的个体。这可能或者因为它们不能够或不愿与来自其他类群的个体婚配，或者因为这样的结合是不育的。杂种形成的阻限被称为隔离机制，并且它可以采取许多种形式。在动物诸如鸟类和昆虫中，有复杂的求偶和婚配行为，这些仪式上的细小差异可以有效地防止它们互配繁育。而尤其在有一个以上亲缘物种生活在同一区域的地方，它们之间的差异可能由它们有十分不同的色泽图案或者（如同在鸟类和蟋蟀上那样）由产生不同的鸣声来强调。婚配地点的偏爱也时常可以稍微不同。例如，北美洲的蟾蜍（*Bufo fowleri*）和美洲蟾（*B. americanus*）生活在相同的区域，但是在不同的地方繁育[8]。蟾蜍在大的静水水体诸如池塘、大水坑和静水小溪中繁育，而美洲蟾宁可在浅水池和流水潭中。美洲蟾在早春繁育，而蟾蜍在晚春，虽然在仲春有所交叠，但是这一事实也减少了物种之间的杂交繁育。

许多有花植物以它的花蜜或花粉吸引动物来授粉。然后，花对于不同授粉者的适应可以防止杂交。例如，北美洲钓钟柳属（*Pentstemon*）的亲缘物种的花的大小、形状和颜色适应于不同的昆虫或者在一种情况下由蜂鸟授粉（图 6.5）。在其他植物中，亲缘物种散落花粉的时间有所不同，因此不可能杂交。即使另一个物种的花粉到达一朵花的柱头上，在许多情况下，它也不能形成花粉管，因为它发现它所处的生化环境太不相同，因此它不能向下伸使胚珠受精。相似地，在许多动物中相异的精子在雌性生殖道的壁上引起变态反应，精子因此在受精作用之前死亡。

其他隔离机制可能不阻止婚配和受精进行，但是代替以保证婚姻是不育的。这些或许是遗传隔离机制，染色体上基因的结构和排列是如此不同，以至扰乱了伴随着细胞分裂的染色体分裂和配对的正常过程。这些差异可能影响任何阶段，从卵子的受精时间经过所有发育步骤到杂种本身的有性配子的产生。只要它发生作用，结果就是相同的——杂种婚配是不育的，如果生产了子裔，那么子裔自身是不育的，或者能育性降低了。

我们现在讨论了物种怎样产生和它们怎样能彼此分离的许多方面。它们是怎样定义的和实践中怎样识别的问题在专栏 6.1 中讨论。

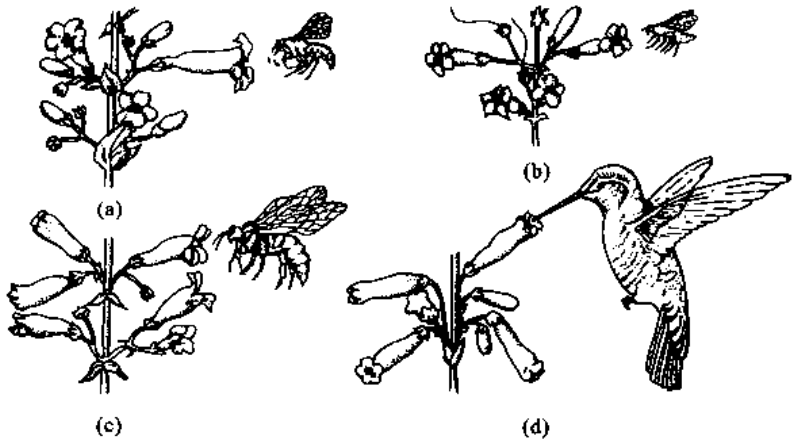


图 6.5 在加利福尼亚见到的钓钟柳属（*Pentstemon*）的 4 个物种，以及它们的传粉者。物种（a）和（b）由孤栖黄蜂传粉，物种（c）由木蜂传粉，而物种（d）由蜂鸟传粉。（依 Stebbins[17]）

概念专栏 6.1 物种是怎样定义的？

为什么生物学者认为麻雀和知更鸟是分开的物种，但是两只狗，比如德国牧羊犬和猎犬（它们显得就像彼此不同），是同一个物种的两个成员呢？根本的差别是，在野外正常条件下，麻雀和知更鸟并不一起婚配，而德国牧羊犬和猎犬在一起婚配（两只狗外形上的巨大差异是由于人类人工选择）。生物学者一般定义物种为由种群的组群组成，种群的成员全都能一起繁育，产生完全能育的子裔，但是在野外与其他这样的组群做不到这样。（因此马和驴属于分开的物种，虽然它们能一起繁育产生骡子，但是骡子总是不育的。）

在决定特殊的一个种群的组群是否应当被识别为分开的物种时，实践中生物学者通常从他们能够找到通过它们的外形的特殊方面，即它们的身体表征来识别这个类群开始。然后在定义该物种时，生物学者将尝试使用在它的生活方式上显得重要的表征，或许因为它们显然被该物种的成员在婚配时使用。这可能是相当容易检测的，如果该物种的习性与我们的习性不是太不相同的话（即它是一种陆地脊椎动物并且在社会相互作用中使用它的眼睛），但是当人们检查更遥远的类群时，它逐渐变得比较困难。这样的事情举例来说，在土中钻掘的盲目蠕虫，与在把卵子和精子释放进水里或者把花粉释放进空气中的一切类群，显然是非常不同的。在这里，人们只能试着鉴定与它的生态学联系的物种表征。

这把我们带到第二个类型的物种定义，生态学的概念，它产生自生物在自然界中找到它自己的地位的需要。面对来自其他生物的竞争，它必须做到这个，并且因此必须发展一组给予它优于它的竞争者的（形态的、行为的、生理的等）表征。这些特化定义了它的生态位，如果竞争强烈的话，生态位可能是十分狭窄的，如同在第 4 章第 99—101 页描述的丽鱼科鱼类、唐加拉雀和猴的情况。如果竞争比较少，或者如果条件是如此可变，以至为了在这些变化着的环境需要时（如同上面第 135 页描述的达尔文雀的情况）能够生存，物种必须继续比较可变，然后物种可以在它自己的表征上呈示较多变异。这里，如同总是的那样，生物正在不得不适应环境的需要。

生存竞争

无论它们怎样成功适应它们的物理环境，生物也必须适应它周围的生物学世界的需要，或者避免被吃掉，或者与别的生物为空间或食物供应竞争。对这些问题的任何一个都没有最后的解，因为只要很快出现新的适应，减少捕食或者容许与其他物种更成功地竞争，那么在生物学版的“军备竞赛”中，就轮到捕食者或者竞争者同样快地适应。食草动物变得能跑得更快，逃脱它的捕食者，这本身又提供了一种刺激，导致更快的捕食者的进化。植物进化出刺或者具有不愉快的味道的生化产物，避免被食草动物吃掉，相似地刺激了对这些防卫不敏感的食草动物的出现。例如马利筋有丰富的有毒糖苷，大多数毛毛虫避开，然而王冠蝶的毛毛虫不仅以这些植物为食，而且转而利用这种生化物质使斑蝶的成体不合鸟类口味。植物通常用作败食剂的生化物质包括生物碱、类黄酮、苯醌和针晶体（草酸钙晶体）[9]。

竞争问题能够借以缓和的一个方法，是两个竞争的类群逐渐特化，形成不同的生活方式。然后它们能够在同一个区域一起存在，彼此没有竞争。温哥华不列颠哥伦比亚大学的多尔夫·施拉特（Dolph Schluter），在大约12000年前末次冰期末被隔离在不列颠哥伦比亚的小湖泊中的刺鱼属（*Gasterosteus*）上，研究了进化的这个方面。在一个湖只有一个物种的地方，它是一个泛化者，既在湖底又在敞水区摄食。但是在一个湖有两个物种的地方，一个特化起来，在底部摄食，身体比较大，比较粗笨，口宽，鳃上的滤食系统比较粗糙；另一个反之只在开阔水域摄食，身体比较修长，口比较狭窄，滤食系统比较细致。施拉特设计了一个实验，检验两个类型鱼之间的相互作用，把泛化者和开阔水域摄食者放在一个人工池塘里。他发现比较好地适应在底部摄食的那些泛化者，比与开阔水域摄食者更相似的泛化者生长更迅速，后者现在不得不与开阔水域摄食者竞争[10]。这里又一次能够看到进化在进行。

最后，任何种群的适应的一个部分是保证它的数量大致适合该区域的食物供应。一些鸟类的占区行为非常有效地做到这一点，比如苏格兰雷鸟（*Lagopus lagopus scoticus*）[11]。每只雄鸟占据石楠荒滩的一个区域，大得足以为它的家庭提供足够的食物供应，并且加以守卫，不许该种其他成员进入。在食物稀少的年份里，所要求的领域更大。雄鸟通过炫耀为这些领域竞争，而这个系统不仅保证被排除在荒滩之外的是最弱的鸟（因而屡屡被捕食者或者饥饿杀死），而且也保证一个充足的食物供应可为成功的鸟利用。这个类型的社会竞争与人类社会中的竞争密切平行。社会竞争的结果，在两者中都是成功者获得许多好处——性的、营养的和环境的。雷鸟的社会不再含有一群中等成功的雄鸟，有时适当摄食，而其他时间被营养差所削弱。代之，它永久不变地分成“拥有者”，保证生活的需要和通过繁殖把它的表征传递给下一代的机会；而“无有者”约有60%在冬季死亡。

自然选择的“学说”

虽然达尔文的解释一般称为一种“学说”，但是这并不隐含它仍然只是一个任何时候都能

够推翻的工作假说。科学家们一般使用"学说"这个词，因为在技术上没有任何假说能够被证明。然而，一个实验重复许多次，并且导致同一结果，总是有一种下一次尝试将导致不同结果的可能性，不论多么遥远——也许你检验重力理论时丢下的石头将向上飞而不是往下落！因此我们仍旧称之为重力学说和进化学说。因此对一位科学家来说，任何学说的重要方面不是它不能被证明，倒是可能证伪它，对它加以检验就可能证明它不真实、虚假或者不充分。而这里是达尔文的通过自然选择进化的学说的巨大力量，因为它的内涵无限广泛和多种多样，专栏 6.2 给出这个学说的一些证据。

方法论专栏 6.2 通过自然选择进化的证据

1. 如果进化发生的话，我们预料它将是地方性的，并且每个类型生物都被限制在世界上它在其中出现的部分。生物地理学为这个事实提供了广泛的证据，从澳大利亚的有袋类限制在它们在其中发生的那个大陆（见第 225 页），到在南美洲进化的独特和奇怪的哺乳动物，仍旧限制在那个大陆，直到巴拿马陆桥形成（见第 229 页）。这也是绝灭动物的分布格局和它们生活时代的地理之间的关系的真实反映，比如恐龙的分布方式与白垩纪时大陆块的格局一致（见第 194 页）。

2. 如果新的类型生物是从别的事先存在的生物进化的话，我们应该看到在地质时间上依次出现的类型的一个序列。古生物学记录提供这方面的各种各样的和详细的证据，鱼类最先出现在 4 亿 5000 万年前，两栖类跟着在 3 亿 6000 万年前，最早的爬行类在此约 4000 万年之后，而最早的哺乳类在约 2 亿年前出现。哺乳类的大辐射直到 6500 万年前才开始，而最早的灵长类的人类类型仅仅在约 600 万年前才出现。

3. 如果进化发生，那么成功的新的世系的逐渐多样化，应该反映在表征的等级制上，而这又使得可以构建生物能够放进其中的一个类群等级制。我们可以在我们的动物和植物的分类中看到这个。例如所有的哺乳动物都有毛，并且产生乳汁喂食它们的幼仔。但是有许多称为奇蹄类的哺乳动物，全都有主轴通过第三趾的附肢，它们包括貘，有多肉的鼻子，有角的犀牛以及马科。因此马科具有全部前述性状，但是也全都有它们自己的特化，包括高冠齿和末端为单个有蹄的趾的附肢。它们包括斑马和马，在它们的化石记录上可以追踪这些表征的逐渐出现（见第 213 页）。

4. 如果进化发生，我们应该也能在该类群的胚胎上看到相似的关系。那就是为什么在它们发育的早期，哺乳动物依旧呈示鱼类的鳃裂痕迹，爬行动物在卵里时为了使用它们的卵黄食物供应和得到氧气而使用的膜系统的痕迹。

5. 如果自然选择发生，我们今天应该在我们的周围也能够察知对此的证据。如同达尔文指出的那样，我们的确能够看到这样的证据，例如动物育种者能够在生产狗和鸽子的许多变种时选择他们偏爱的表征。

另一个误解涉及"新"性状的出现。有些批评反对说自然选择只能够影响现存性状，并不解释新性状的出现。然而，对于生物学家来说，根本没有"新"性状，只有原先存在的性状的饰变。海龟的骨壳、爬行动物的鳞、鸟类的羽、哺乳类的毛，全都是鱼类被角质层覆盖的骨质层的、鳞状皮肤的饰变。陆地脊椎动物的五趾型附肢只是早期硬骨鱼类的鳍的骨骼的精细加

工。这能够由化石记录证明，化石记录表明通过地质时间的这样的变化过程，并且也能由比较胚胎学证明，比较胚胎学表明这些进化变化怎样由发育过程达到。因此，例如像马这样的“新”类型哺乳动物的外形，在化石记录中，仅仅是从生活在5 000万年前一种小狗样的生物的四肢、头骨和牙齿的逐渐变化。马的胚胎学相似地表明，它的四肢的骨骼怎样在比例上和结构上逐渐变化，产生我们今天看见的，伸长的、简化的四肢。

相似地，进化的学说并不指望像眼睛这样精细的构造在它产生完美结构的全部复杂性上会突然出现。反之，人们能够在动物界看到不同种类眼睛的一个完整的谱列，从仅仅提供光线来自方向的指示，到提供世界的一个精确的彩色图像的复杂的脊椎动物的眼睛。为了改进任何系统，自然选择所需要的全部，就是比它周围的其他系统稍微更好一点。

争论和进化学说

达尔文的通过自然选择进化的解释，现在有大量证据。不过，有关新物种在其中进化的环境的一些细节或者进化发生的速度，争论依然存在。例如，有的生物学者相信进化变化正常是以稳定的、逐渐的速度发生的。其他人却相信即使遗传变化在一个种群内逐渐积累，这也不可能反映在可检测的形态的或生理的变化上，直到这种遗传变化是多到改变整个遗传型的平衡。此时将看到一个比较巨大数量的变化在同时发生，这被称为进化变化的“点断平衡”(punctuated equilibrium) 模型。每一组理论家都提供可以支持他们的观点的例子——并且时常同一个例子被各家解释为支持他们自己的观点！

把这样根本性的格局与环境的更直接的效应分离开也是困难的。例如，最近几百万年生活在肯尼亚北部的腹足类软体动物的螺壳化石的一项研究表明，它们的结构和大小保持不变的长久时期，被它们迅速变化的较短时期（5 000～50 000年）打断（图6.6）。这被解释作点断平衡的一个例子[12]。然而，变化的时期在大约相同时间发生在若干世系上的事实提示，这是影响它们全部的外部事件的结果，而不是某种内在进化机制引起的。

这样的研究的主要困难是，一般化石记录的详细不足以使我们能够确定究竟是逐渐进化，还是点断进化。总之，我们没有理由相信哪种形式的进化系统胜过另一种。因此应该代之是确定这种或那种类型的进化更可能发生的环境才有意义。

目前的另一个争论有关隔离对新物种的出现是否总是必要的，这在专栏6.3中讨论。

这些争论和与之类似的其他争论，在任何科学领域都是普遍的，正如新的观察诉诸新的理论或者提示现有理论的修改。但是这些论战的主角只是争论通过自然选择的进化的细节，他们全都接受解释本身是正确的，并且的确是使得现生世界的现象有意义的惟一解释。认识到这点是特别重要的，因为社会内部的某些集团比如“创造科学”组织是反对进化观念的。这样的集团试图把这些学术争论表述为对达尔文的解释有效性的产生广泛和根本的怀疑态度的征兆。当然，它们毫无这种征兆。这些集团也时常提出达尔文的解释是建立在如下循环论证之上：“达尔文提出适者生存，但是我们怎样知道哪个是适者呢？为什么，因为那些生存的当然就是适者！”但是标语“适者生存”不是达尔文提出的。正如我们前面提到，他的直截了当的推理如下：

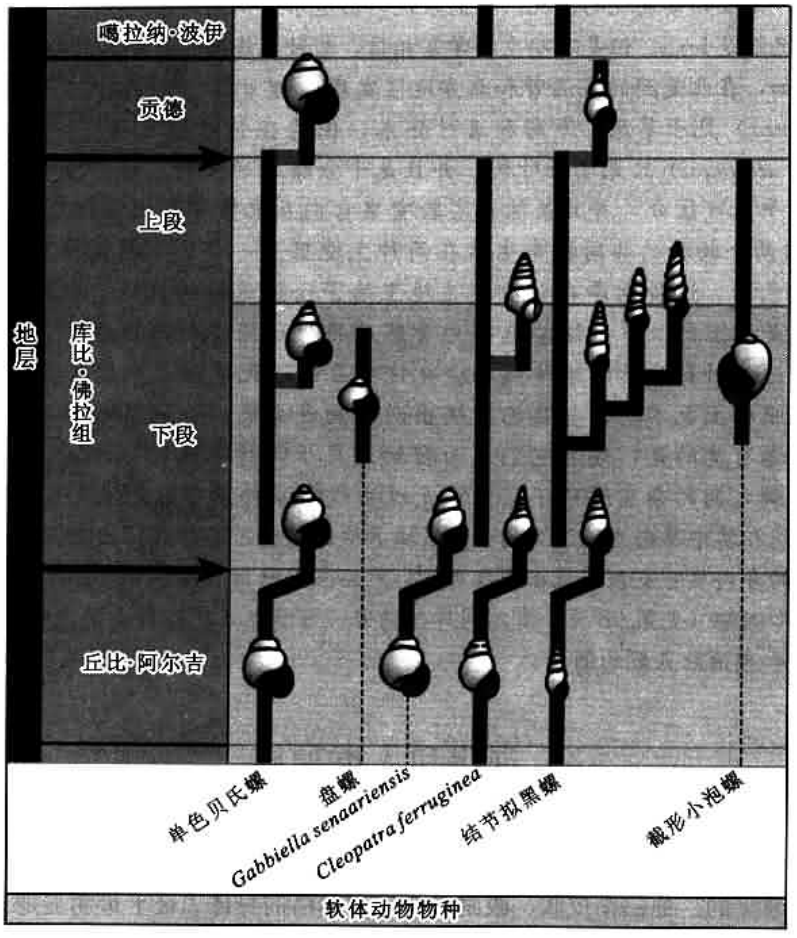


图 6.6　肯尼亚北部的腹足类软体动物化石的进化变化。箭头指示同时在几个不同物种发生突然的进化变化的层次。(自 Dowdeswell [18])

① 一切生物一般都生产比在种群中替换它们需要的多许多的子裔。但是种群在数量上依旧保持大约恒定——因此只有一个小比例的子裔生存。

② 个体在它们的表征上不是同一的，这些差异许多是从一个世代遗传到下一个世代的，并且这些差异有的将影响个体怎样良好地适应环境。

③ 生存的子裔将是它们的表征使它们更好地适应的那些，因此是可能的。

④ 这些个体将繁殖，并且因此它们的表征将在下一世代比别的频繁。数量的这种相对增加处在“自然选择”概念的核心，因此是更可能的，并且它不涉及任何循环论证。

概念专栏 6.3　新种总是在与其他有关物种隔离中产生吗？异域物种形成对同域物种形成

想象新种在隔离中进化是最容易的。它们与其祖辈相关物种的发源地相分离，这称为“异

域”物种形成，是最频繁发现的情况。举例来说，由达尔文识别的不同类型的莺雀已在分隔的岛屿中进化的情况就是如此。但是有些生物学家相信，新种也能够在祖先物种分布的区域之内“同域”产生。例如，在北美洲的寒温带和北方地区发现脉翅目昆虫的两个不同物种：多肉草蛉（*Chrysopa carnea*）见于草原、草甸和落叶乔木，但是在针叶树上稀少，它是亮绿的颜色；唐氏草蛉（*C. downesi*）只见于针叶树，并且是十分暗绿的一种。除了它们的颜色，两个物种在形态上近乎不可区分，并且虽然在实验室里它们互配繁育，但它们在自然界里不这样。原来提出[13]这两个物种的共同祖先生活在两种生境里。一个简单的遗传突变可能导致一些个体出现暗绿色泽。这种色泽在针叶树生境里给予个体选择的优点，但是在草原/草甸/落叶乔木生境里是相应的缺点。这些选择力量然后将导致两个种群出现，各只在这些生境的一个里生活。这些种群此后的遗传隔离会允许独立的进化变化分别发生。此后证明了[14]两个物种在求偶鸣叫上也不同，并且已经提出两个物种分离的原始基础是这个而不是它们的色泽。然而同等可能的是，随着它们成为密切适应于两种不同的生境，这个繁殖差异后来进化为两个种群之间的杂交障碍了。困难是过去遗传事件不可避免地没有任何证据，因此唐氏草蛉也有可能在其中草甸生境消失的一个区域异域地进化，而后在区域中扩散回到环境的某个部分，亮绿色的多肉草蛉类型仍然栖居在那里，然后在针叶树生境中被唐氏草蛉替代。在第3章描述的两个类型蛎鹬（见第98页）有不同厚度的喙，可能也正在经历着同域物种形成。（亦见第99页草绕实蝇和湖泊红点鲑的例子。）

进化和人类种族

当人们环绕这个星球旅行，在不同大陆长久居住的男人和女人的类型以系统的方式彼此不同，那是显而易见的。他们在皮肤、眼睛、头发和体格的身体表征上最明显地不同，而且也以比较不明显的方式不同，比如他们的生理和生化方面。他们因此应当被视为分别的物种吗？答案是清楚的。我们已经了解，同一物种的成员的明显特征是它们能够彼此交配繁育，而在相继世代的能育性上没有显著降低。因为甚至地理上最遥远的或者显著不同类型的人类，丝毫没有婚配引起能育性降低的证据，所以毫无疑问他们全都仅仅是一个物种智人（*Homo sapiens*）的不同的种族（宗）。然而，这些种族的差异很少能造成我们这个物种的遗传多样性。几乎全部的多样性（85%），是单个种群（比如西班牙的民众或者单独一个非洲部族的民众）内个体之间的遗传差异组成的，有8%是这种种群之间的遗传差异组成的，而全部差异的仅仅7%是由一个种族与另一个种族之间的差异贡献的。

像任何其他物种，我们自己也受到了自然选择，并且种族差异就是这个过程的一个方面。每个种族有他自己的许多等位基因的特殊集群，在某种程度上，等位基因在每个种族成为优势的或者普遍的过程是偶然的事，因为它们中有一些的选择价值仍然是不定的。例如，Rh血型见于30%的所有高加索人种，可是在东亚的民众和美洲印第安人中稀少，而AB血型在美洲印地安人完全没有。然而，在血液免疫学的这些方面和任何选择优势和劣势之间就没有任何清楚的相关。已知一些血型和特定疾病的发病率多寡是相关联的。例如，O型血的人比较容易得胃溃疡，A型的人比较可能发生胃癌。但是这些疾病正常地只出现在生命的后期，因此它们

不可能有过什么显著的选择效应。

尽管人们的不同血型表征在选择的理由上具有不确定性，但是种族之间的许多其他差异的有利是十分清楚的。例如，钙固定和骨头生长需要维生素 D，维生素 D 在皮肤中通过紫外光和许多前体生化化合物之间的反应产生的事实，与皮肤颜色应该是有关的。北部高加索人的淡色皮肤大概为了让北方的弱的阳光能更多穿透皮肤，以便生产足够的维生素 D，而热带的种族的很暗的皮肤可能防止了维生素的生产过量，因为那可能是有毒的。非洲种族紧紧卷曲的头发，帮助防止在热带阳光下水分过度蒸发和炎热的伤害。亚洲种族比较狭窄的眼裂能够帮助遮挡荒漠中的沙砾和眩光，保护他们的眼睛，而他们的皮下脂肪可以帮助他们在寒冷的夜里和冬天保温。生活在高纬度的人们鼻骨比较小，鼻子比较长，可以在空气下到肺以前帮助空气加温和加湿。

自然选择在人类物种上的新近行动的一个良好事例是，引起贫血和肝脏与血液系统功能低下的，称为镰形细胞贫血症的人类血液病这一众所周知的历史。这种疾病的基因在西非是普遍的，大概出现率超过 20%的人口，因为它也提供了疟疾耐性。在作为奴隶运送到北美洲的西非人中，由于疟疾在北美洲不发生，镰形细胞贫血症基因的这种补偿性好处不再适用，基因的频率现在已经降到 5%以下。在中美洲，那里仍然有疟疾，基因仍然在 20%的人口中发现。

在我们这个物种中适应性遗传变化的另一个例子，是由成人消化奶的能力的分布提供的。大多数成人不能消化奶，因为他们缺乏乳糖酶，它负责牛奶中的乳糖的生化利用。如果他们饮用奶，他们苦于恶心、呕吐和腹痛。有趣的是发现乳糖酶恰恰保留在那些还是或者曾是游牧群体中生活的成人（欧洲人和一些北非部族），因此对于他们家养动物的奶是容易利用的额外营养来源。具有导致乳糖酶在成人中保留的基因，必定有高度的选择好处，并且这导致了基因的频率从牲畜驯养开始时约 9 000 年前可能的 0.001%上升到目前在这些人群中的 75%[15]。

虽然通过自然选择，环境控制了我们自身这个物种的进化一直到比较晚近，但是我们现在已经大体倒转过来控制自然界了。起初我们仅仅能通过火、工具、衣服和住所的使用，改变我们直接的环境，使它比较适意。但是现在我们已经走得更远，为了提供我们需要的食物和能源，我们能改变动物、植物和这个行星的大量全部环境。地球的人类人口在最近 2 000 年已经如此急剧上升，以至决定哪些个体会生存并繁殖，哪些个体不会，自然选择的影响已经大为减少。了解从这个事实产生的问题是本书大部分的主题。

摘　要

1. 组成生命世界的生物分离成不同的物种，它们各有一个表征的集群，使它在一个特定的环境中生存，利用特定的营养资源。

2. 这些表征受一个遗传机制控制，因此它们一代遗传一代。这个机制涉及物种的表征细微变异的继续产生，由于现有表征的重组和新特征因突变而出现。

3. 因为每一对个体生产的后裔远比在种群中取代它们所需要的多，所以在这些后裔之间存在竞争。这导致有最大数量有利性状的那些个体的自然选择。在短时期里，这保证物种依旧适应于它的现存环境。在比较长的时期里，如果环境变化的话，自然选择然后对种群起作用，改变它的表征，因此它继续适应。

4. 自然选择在一个物种的各个种群中独立进行，使它适应于局部条件。这些种群之间的继续隔离能够导致它们这样彼此不同起来，以至它们成为新的物种了。

扩充读物

Desmond A, Moore J. *Darwin* (*A Biography of Charles Darwin*). London: Michael Joseph, 1991.

Ridley M. *Evolution*, 2nd edn. Boston: Blackwell Science, 1996.

Weiner J. *The Beak of the Finch*. London: Vintage Books, 1994.

参考文献

1 Weiner J. *The Beak of the Finch*. London: Vintage Books, 1994.

2 Grant PR, Boag PT. Rainfall on the Galápagos and the demography of Darwin's finches. *Auk* 1980; 97: 227-44.

3 Gibbs HL, Grant PR. Ecological consequences of an exceptionally strong El Niño event on Darwin's finches. *Ecology* 1987; 68: 1735-46.

4 Freeland JR, Boag PT. The mitochondrial and nuclear genetic homogeneity of the phenotypically diverse Darwin's ground finches. *Evolution* 1999; 53: 1553-63.

5 Wake DB, Yanev KP, Brown CW. Intraspecific sympatry in allozymes in a 'ring species', the plethodontid salamander *Ensatina eschscholtzii*, in southern California. *Evolution* 1986; 40: 866-8

6 Jackman TR, Wake DB. Evolutionary and historical analysis of protein variation in the blotched forms of salamanders of the *Ensatina* complex (Amphibia: Plethodontidae). *Evolution* 1994; 48: 876-97.

7 Fryer G, Iles TD. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: their Biology and Evolution*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1972.

8 Blair AP. Isolating mechanisms in a complex of four species of toads. *Biol Symp* 1942; 6: 235-49.

9 Ehrlich PR, Raven PH. Butterflies and plants: a study in evolution. *Evolution* 1964; 18: 586-8.

10 Schluter D, McPhail JD. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *Am Naturalist* 1992; 140: 85-108.

11 Watson A. Population limitation and the adaptive value of territorial behaviour in the Scottish red grouse, *Lagopus l. scoticus*. In: Stebbins B, Perrins C, eds. *Evolutionary Ecology*. London: Macmillan 1977; 19-26.

12 Williamson PG. Palaeontological documentation of speciation. in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature* 1981; 293: 437-43.

13 Tauber CA, Tauber MJ. A genetic model for sympatric speciation through habitat diversificatlon and seasonal isolation. *Nature* 1977; 268: 702-5.

14 Henry TS. Sibling species, call differences, and speciation in green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*). *Evolution* 1985; 39: 965-84.

15 Bodmer WF, Cavalli-Sforza LL. *Genetics, Evolution and Man*. San Francisco: Freeman, 1976.

16 Grant PR. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1986.

17 Stebbins GL. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press, 1950.

18 Dowdeswell WH. *Evolution: A Modern Synthesis*. London: Heinemann, 1984.

第 7 章　岛屿上的生死存亡与进化

本书大部分涉及大陆上生命的格局。在本书后面，我们将看到那是怎样发展的，既在进化的约 3 亿年间，也在最近的 200 万年的急剧气候变化和（更近的）人类干预中。这些生命格局是顽强的和持久的，因为生活在大陆上的生物对变化中的环境条件做出反应，逐渐改变它们的分布区域。虽然资料证明得不大好，但海洋中的生命的格局也是与此基本类似的。

反之，岛屿生物地理学集中在生物自身上。它们的历史知道得很少，而它们的命运不可避免地在它们栖居的岛屿的小范围里上演——如果岛屿环境变得比较不相宜的话，没有它们可以后退的相邻区域。但是，一个岛屿的生物区系（包括动物区系和植物区系二者的一个术语）比一个大陆的生物区系是简单得多了，因此它的组成和不同组分的相互作用是更容易分析的。这种比较的简单性使生物学家提出两类不同的问题。

第一类问题是涉及岛屿生物区系和环境的总体分析。岛屿生物区系以怎样的方式不同于大陆的呢？它怎样来到的呢？岛屿群落是怎样逐渐建立和成熟的呢？有关岛屿上的进化变化的过程和速率，我们能够学到什么呢？它们的一些现在能够被精确鉴定年份吗？

第二类问题是试图综合。从不同年代、气候、大小或者地形的岛屿，或者位于不同纬度或到它们的拓殖者的来源地距离不同的岛屿的生物区系之间的比较，我们能够学到多少呢？推演可以控制岛屿生物区系的多样性的，并且或许使我们能够预测此点的，任何一般的、根本性的规律是可能的吗？特别是这种研究力图定性和定量出控制下列三种现象的因子：①新的物种到达一个岛屿的速率；②物种在一个岛屿上绝灭的速率；③一个岛屿能够支持物种的数量。

这些是互相连锁，吸引人的论题，本章将予探究。

岛屿的类型

首先，认识到有 3 个类型的岛屿是重要的，因为它们之间的差异影响它们含有的生物区系的性质（图 7.1）。

第一个类型的岛屿原来是一个邻近大陆的部分，但是由于海平面上升与它分开来了［例如不列颠、纽芬兰，或者位于东南亚大陆架上的印度尼西亚群岛中比较大的岛（见图 9.10）］，或者由于板块构造过程把它与其邻近大陆分裂开了（例如马达加斯加和新西兰）。

第二个类型的岛屿是一个火山岛弧的部分。这些岛弧在太平洋内沿着消减带（见第 26 页）形成，在那里老的洋壳消失进地球深处。（实际上，这些海沟是直的，但是在三维地理学变换成二维平面的过程中，它们在地图上显得像弯曲的弧）。随着洋壳的消耗，海沟的位置和岛弧的位置逐渐地移动，越过洋床。结果海沟和岛弧可能最终与邻近的陆块碰撞，形成火山岛和山脉——喀拉喀托火山岛（见第 164 页）和爪哇南部、苏门答腊和新几内亚北部的山脉都是这个类型的一些例子。

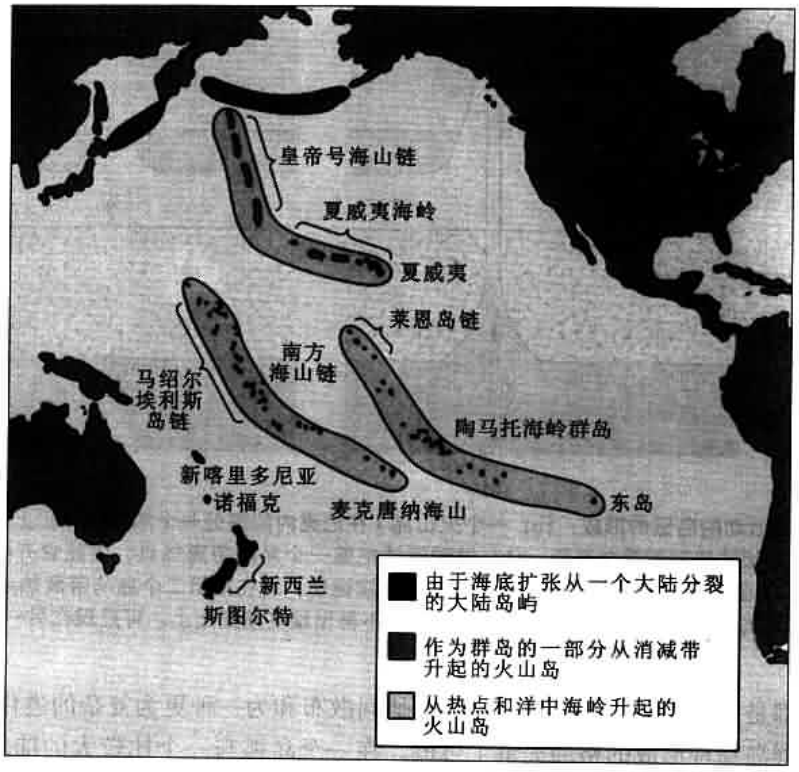


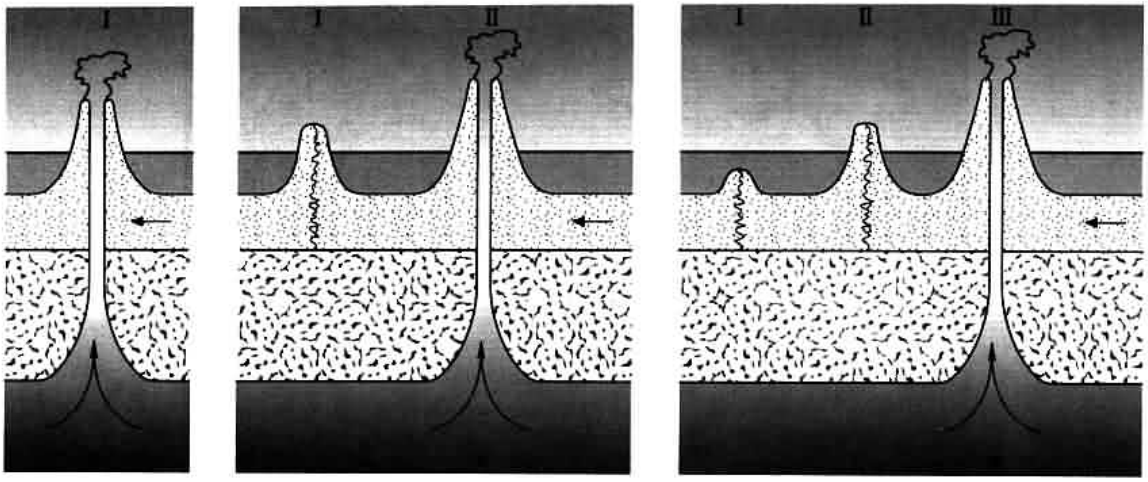
图 7.1　太平洋的地图，示 3 个类型的岛屿的例子。(依 Mielke[59])

最后一个类型是，作为地质学家叫作“热点”的活动结果而形成的其他岛屿（图 7.2）。“热点”是位置分散并固定在地球内部 700 km（435 英里）深处，从那里喷出的热的物质能在地球表面形成火山。这种火山位于海洋而非大陆之处，它可能依旧作为“海山”沉浸水下，或者高出海面作为火山岛。然而，因为海底是移动板块的一部分（见第 26 页），岛屿被逐渐带离炽热物质的喷出地。于是，岛屿里的火山活动停止，而且周围的海底冷却和收缩，因此岛屿逐渐消失在海洋表面之下。同时在现在位于“热点”上方的海底部分发育成一个新的火山。几百万年以来，这个过程重复引起一个个火山岛链的出现（和消失，除最年轻的外），它的方向清楚表明基础海底的运动方向。夏威夷岛链是这种现象的最清楚的例子（见图 7.13）。

这三个类型岛屿的生物区系的表征是不同的。从前是大陆碎片的岛屿，其生物区系最初为大陆生物区系本身的一个子集，但是将因为在新的岛屿内独立进化和绝灭而发生变化。那种进化变化有些将是对大陆上条件相比岛屿上生活的不同条件做出反应。但是，如果碎片逐渐从原生的大陆越来越离开（如同新西兰从冈瓦纳的其余部分离开那样，见第 226 页），它的生物区系将逐渐由越洋散布的结果占优势。

另一方面，岛弧和热点岛链的全部生物区系本来就是通过越洋散布到来。和大陆碎片的岛屿一样，此后这些岛屿的生物区系将通过进化发生变化，但是它们也可能随着岛屿生态系统的成熟和提供新的机会，而表现出逐步的生态变化（见后面第 166-170 页）。

一个岛弧的岛屿全都或多或少同时出现，而一个热点岛链的岛屿依次出现和消失，但是在



(a) (b) (c)

图 7.2 源于热点活动的岛链的形成：(a) 一个火山岛 I 在地壳内部深处一个热点（×）上方形成。地壳比较表面的一层由于板块运动被带向西面。(b) 这种运动把第一个岛屿带离热点，因此它开始被侵蚀。现在一个新的火山岛 II 在热点上方形成。(c) 地壳的表层继续运动，现在把第二个岛屿带离热点。岛屿 II 因此开始被侵蚀，而岛屿 I 现在已侵蚀形成海面下的海山，不再出现在海面之上。可是现在另一个岛屿 III 在热点上方形成。

两种情况下，都是许多岛屿同时存在。这为岛屿间散布和为一种更为复杂的进化变化格局——一种时常称为群岛物种形成的格局提供了可能。在一个岛弧与一个比较大的陆块碰撞的地方，结果的生物区系可能是复杂的，包含原始大陆碎片的后裔以及通过越洋散布到达的岛弧生物区系的后裔。（移动岛弧在解释太平洋中复杂的生物地理格局上的可能重要性将在第 355 页讨论。）

到达那里：进路问题

海洋是陆地动物分布的最有效的阻限，因为很少有陆地生物或淡水生物能够在海水中生存一段时间，所以即使生物具有对通过空气或水运输的特殊适应，它们也只能达到一个岛屿。散布到岛屿因此是通过险道（见第 68 页），成功的生物具有对穿越居间地区而非在它之内生活的适应。这大大地限制了能够散布到一个岛屿的生物的多样性。

一些飞翔动物比如鸟类和蝙蝠，或许有能力使用它们自己的飞行力量到达甚至最遥远的岛屿而不用助力，尤其是像水鸟那样，能够飞落在水面上休息而不被水浸湿。比较小的鸟类和蝙蝠，尤其飞翔的昆虫可以乘很大的风被动地到达岛屿。这些动物转过来又携带其他动物的卵和休眠体以及植物的果实、种子和孢子。

陆生动物大多数在海水中不能长久生活得足以穿越海洋并且达到遥远的岛屿，但是有的或许偶尔在漂移残块上旅行，那是可能的。在热带地区，大暴雨以后这种天然的漂筏冲进河流，整棵树也可能漂浮很远距离。这样一个漂浮的岛屿可以携带小动物，比如蛙、蜥蜴或大家鼠，

还有其他动物的抗性卵和不适应于海洋散布的植物样本。见到和资料证明的这种漂筏帮助的散布是稀罕的，但是在西印度群岛有一个新近的例子了[1]。1995 年 9 月，在两次飓风经过加勒比海之后，在安圭拉岛（Anguilla）的海滩上发现一堆木头和无根的树，有的长逾 10 m（30 英尺），并且见到至少 15 只绿鬣蜥（*Iguana iguana*）个体在离岸的和海滩上的木头上。它们包括在繁殖状况下的雌体和雄体，过了两年以后，这些样本在岛上仍然生存着（在那里以前知道没有该物种）。按照飓风的轨迹判断，这种蜥蜴大概来源自瓜德罗普岛（Guadeloupe），约 250 km（160 英里）远，而旅程大概延续了一个月。

少数植物发展了能够在海水中远漂而不受损害的果实和种子。例如椰子果实，长时间浸泡还能生存，而椰子（*Cocos nucifera*）广布在热带海滩的边缘。然而，由于海滩是大多数海洋漂浮的果实和种子可能达到的，因此只有少数能够在海滩上生活的物种，才有能力以这种方式拓殖遥远的岛屿。生活在内陆的植物的种子到达海洋的可能性比较少，而即使它们能够活过长期浸泡并且被抛上海滩和萌发，它们也不能在海滩环境中生长。因此它们只能通过进化不同的散布方法，通过风或者动物才能到达岛屿生境。

植物适应长距离散布潜在地是更为容易的。很多植物表现出某种适应，保证下一代从直接临近亲本处被带走[2]。这些散布手段有的甚至使它可能横越连绵的海洋，而不需多少精心的准备。此外，它们成功拓殖只需要少数能育的孢子或种子，而大多数动物需要一只怀孕的雌体或者繁育的一对。大部分蕨类和低等植物的孢子是如此细小（0.01～0.1 mm），以至很容易被风吹带颇远的距离，它们因此易于有十分广阔的散布格局。有些植物有特别适应于风散布的种子，例如兰科的种子围有轻的空壳，而已知有的能旅行超过 200 km（125 英里）。鹅掌楸属（*Liriodendron*）和槭树的种子具翅，紫菀科（雏菊及其亲属）的许多成员的种子有一丛蓬松的毛。蓟的种子曾被风携带了 145 km。许多果实和种子有特别粘的分泌物或者钩，使它黏附在动物身体上。例如牛蒡和鬼针草的刺果，与槲寄生充满黏液的浆果（因此它含的种子能够粘在鸟类的喙上）。许多植物的种子能够通过鸟类的胃以后萌发，有些（例如旋花属 *Convolvulus*、锦葵属 *Malva*、漆树属 *Rhus*）的种子在鸟胃中两个星期后还能萌发。在非洲西海岸外的加那利群岛生长着茜草属（*Rubia*）植物，它的种子长在多肉的果实里，海鸥吃它。新近的研究[3]表明，种子在鸟类消化系统中待了 9～17 小时，这个时间里海鸥能够飞 300～675 km，而 80%的种子在通过鸟胃肠后萌发。

在大多数情况下，生物区系受到岛屿隔离程度的强烈影响。它提供的生境无论怎样多样，在短时期内，岛屿生物的种类很大程度上取决于拓殖的动物和植物到达的速率。而这又主要取决于岛屿离它的拓殖者来源地多远和该来源的丰富度。如果来源地近，并且它的生物区系是丰富的，那么该岛屿的生物区系自然将比另一个比较隔离的、或者其来源地的动植物种类比较有限的相似岛屿更加复杂。每个海洋阻限进一步地减少下一个岛屿的生物区系，它又依次成为下一个岛屿比较贫乏的来源。例如由范巴尔戈伊（Van Balgooy）[4]提供的资料，使绘制太平洋岛屿群上针叶树和有花植物的属的多样性地图成为可能（图 7.3）。它清楚地表明，在中太平洋和东太平洋，比较隔离的岛屿群多样性更低。

然而，在更西边的若干岛屿群中，多样性比单是它们的地理位置导致人们做的预测要高得多。岛屿的面积和生物属数之间的关系的一个对数图表（图 7.4）清楚地表明，在多数情况下，属的多样性简单地取决于岛屿面积。（有些岛屿比植物区系大多数从它派生的岛屿存在的属数量多，这个事实提示，其他的属也在后述的岛屿上一度存在，但是后来在那里绝灭了。）

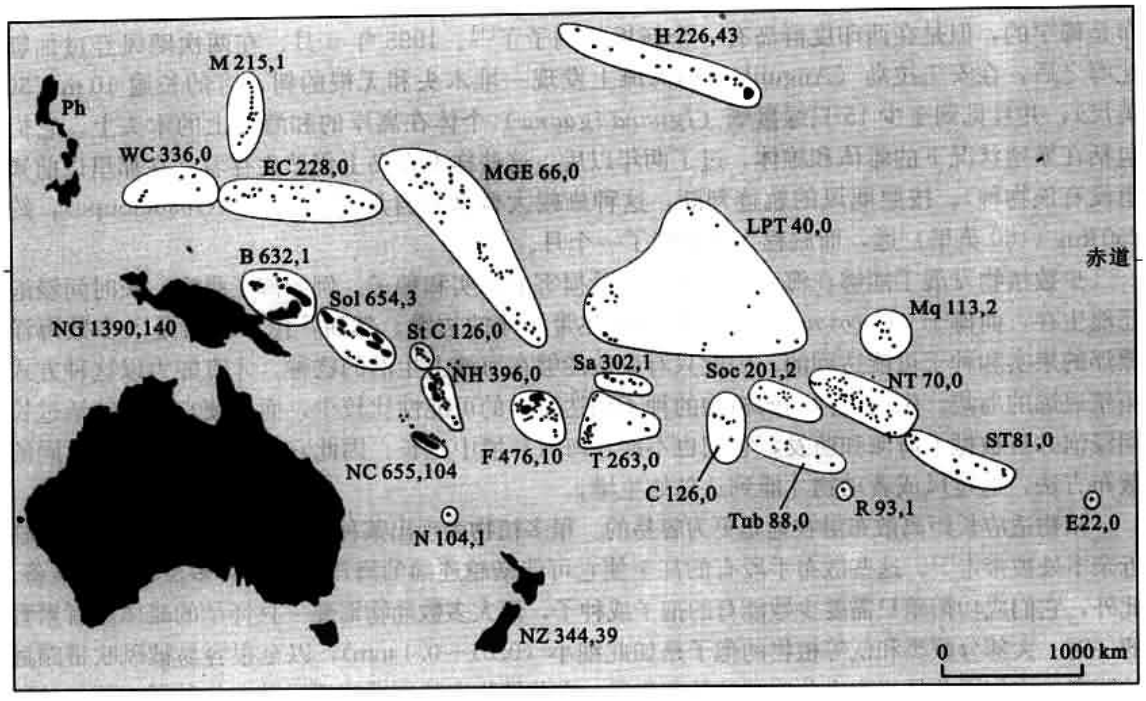


图 7.3 针叶树和有花植物在太平洋群岛的分布。各个岛屿群旁的第一个数字是那里发现的属的总数，第二个数字是那里发现的特有属数。B，俾斯麦群岛；C，库克群岛；E，东岛；EC，东卡罗林群岛；F，斐济群岛；H，夏威夷群岛；LPT，莱恩－菲尼克斯－托克劳岛群；M，马里亚纳群岛；MGE，马绍尔－吉尔伯特－埃利斯群岛；Mq，马尔克斯群岛；N，诺福克岛；NC，新喀里多尼亚；NG，新几内亚；NH，新赫布里底斯群岛；NT，北土阿莫土群岛；NZ 新西兰；Ph，菲律宾群岛；R，拉帕岛；Sa，萨摩亚群岛；Soc，社会群岛；Sol，所罗门群岛；ST，南土阿莫土群岛；StC，圣克鲁斯群岛；T，汤加岛群；Tub，土布艾岛群；WC，西卡罗林群岛。（资料来自 Van Balgooy[4]）

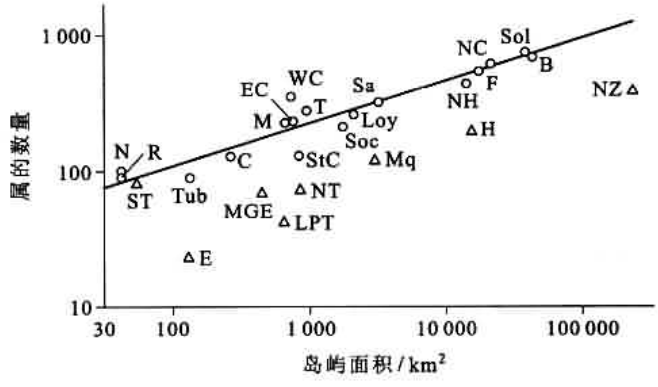


图 7.4 太平洋群岛的岛屿面积与针叶树和有花植物的属的多样性之间的关系。比较隔离的岛屿由三角形表示。来自其他岛屿的数据很接近于一条直线，提示在这些岛屿上属的多样性是几乎完全受岛屿面积控制的——相关系数为 0.94，表明相关程度很高。略语参见图 7.3，加上了 Loy（洛亚蒂群岛）。（资料来自 Van Balgooy[4]）

近乎全部比较隔离的岛屿群（图 7.4 中示为三角形），如同所预料的那样，其多样性比单是从它们的面积预测出的低得多。

每个岛屿的陆生和淡水鸟类物种的数量表现出与岛屿面积的相似关系（表 7.1），但是这大概不是直接由于岛屿面积，而是由于所造成的比较高的植物区系多样性。

表 7.1 在一些太平洋群岛上岛屿面积与鸟类属和非特有的有花植物属的多样性之间的关系

	面积（km^2）	被子植物属	鸟 类 属
所罗门群岛	40 000	654	126
新喀里多尼亚	22 000	655	64
斐济群岛	18 500	476	54
新赫布里底斯	15 000	396	59
萨摩亚岛群	3 100	302	33
社会群岛	1 700	201	17
汤加岛群	1 000	263	18
库克群岛	250	126	10

（资料来自 Van Balgooy[4]，Mayr[60]和 MacArthur & Wilson[61]）

死在那里：生存问题

像任何其他种群那样，一个物种的岛屿种群必定能够在环境周期性的变动中生存。但是因为若干理由，岛屿的生活比在大陆上生活危险。比如火山爆发那样的灾变，对岛屿的状况有持久的影响，因为一个物种撤离该区域而重新返回的机会是很少的，加上不容易重新侵入，绝灭就会发生。相反，在大陆上，一个物种在特定区域的意外绝灭，能够很快由从别处迁入弥补了。因此一个岛屿含有的物种比相似生态的同等大陆区域包含的物种少。例如，巴拿马大陆上一块 2 公顷（5 英亩）的潮湿森林的研究表明，有 56 个鸟类物种，而相似的一块灌木林地含有 58 个物种。在沿岸的普埃科斯岛（Puercos Island），面积 70 公顷，生态居于森林和灌木林之间，只含有这些物种的 20 个[5]。

因为生物的成功和生存是它对其环境适应的惟一衡量，一个物种变成绝灭这个事实，也证明它不能适应它面临的生物区系的或气候的胁迫。岛屿环境不可避免地与拓殖者来源的大陆环境不同，适应它是不容易的。首先，如果拓殖者数量少，它们只包括遗传变异的很小一部分，而遗传变异给大陆种群提供应付环境变化的灵活性，这时常称为“奠基者原理”。其次，小的种群在它们的遗传组成上对随机的、非适应的变化远更敏感（见第 139 页）。因为密切地适合于它的环境是比较不可能的，因此一个小种群也比较易于意外绝灭。

岛屿上这种额外的生存风险有如下事实表明：虽然世界鸟类的物种和亚种的 20%仅见于岛屿，但是已知自 1600 年以来绝灭了的 171 个类元中，它们贡献了 155 个（90%）——绝灭速率约为大陆上的 50 倍。面积对绝灭速率的影响由以下事实说明，岛屿绝灭的 75%发生在小岛上[6]。

因此，能够利用种类广泛的食物的物种在岛屿上处于有利地位，因为它的最大可能的种群大小将比食物偏好狭窄的物种大。这个好处在小岛上将尤其明显，在小岛屿上可能的种群大小总是比较小的。例如，东太平洋加拉帕戈斯岛群的较大岛屿上，中型和小型的地雀属（*Geospiza*）能够共存，而在该岛群比较小的岛屿上，只有中型的一个类型[7]。

意外绝灭对于捕食者也是一种特殊危险，因为它们的数量无论如何都比它们的猎物低得多。结果，岛屿动物区系在它们的组成上倾向于不均衡，比相似的大陆区域包含更少的捕食者和更少的捕食者种类。这样，不仅能够达到一个岛屿的动物和植物的类型比较少，而且它们将能在那里生存的种类也比较少。大陆群落包含丰富多样的动物和植物区系，群落间错综复杂的相互作用起缓冲器作用，应对不同物种密度的偶然波动，并且甚至能应对一个物种的暂时的局部绝灭。简单的岛屿群落缺乏这种复原力，结果一个物种的意外绝灭可能有严重效应，并且导致其他物种的绝灭。所有这些因子都增加了岛屿物种可能绝灭的速率。

为什么一个特定岛屿可能没有一种特定生物，这分明有若干不同的可能理由。可能是不能够达到它；可能是到达它却不能拓殖它；可能拓殖了它，但是后来变得绝灭了；或者可能仅仅是到现在为止碰巧不曾达到该岛屿[8]。在任何特殊情况下，往往很难决定原因是这些可能理由中的哪一个。在有的情况下，如同两个物种在同一个岛屿群中有互补的分布，但是从未在同一岛屿上发现过，这个事实显然提示它们彼此竞争如此激烈，以至它们不能共存。

在另一方面，所有的上述问题都有另一面。一旦一个物种到达一个岛屿，并且在岛屿生物区系中发现一个生态位，那么在一定程度上，它就如同 Cronk[9] 指出的那样，免却了可能困扰它的大陆亲属的许多问题。四周的海水往往保护岛屿免受大陆所经历的气候变化事件，而岛屿上比较少的物种数目减少了竞争，并且寄生虫和捕食者经常没有，也使得成功的移入者生活更加容易。最后，岛屿物种也免受新的、已在大陆上进化了的、更竞争性的物种出现的困扰。所有这些，都解释了物种在它们的大陆亲属消失长久之后仍可能在岛屿上生存的事实，如同 Cronk 所称的“孑遗特有性”（relict endemics）。例如植物蚌壳蕨属（*Dicksonia*）和 *Trochetiopsis* 作为现生的植物和 900 万年的化石，都在隔离于南大西洋中的圣赫勒那小岛（122 km^2，47 平方英里）上被发现，虽然它们的亲属无一在非洲存活，而它的最近的、已知的、现生亲属见于新西兰。

统合资料：岛屿生物地理学理论

如同我们在上面见到的那样，在一个岛屿上发现的物种数量取决于许多因子：不仅取决于它的面积和地形、它的生境多样性、它的拓殖者从来源的可进入性和该来源的丰富度，而且取决于新物种的拓殖速率和现存物种的绝灭速率之间的平衡。过去 150 年对这样的现象做了许多个别的观察和分析。如同第 2 章中（第 33 页）解释的那样，说明这些关系的一个定量的理论在 1967 年由美国生态学家罗伯特·麦克阿瑟（Robert MacArthur）和爱德华·威尔逊（Edward Wilson）在他们的书《岛屿生物地理学理论》（*The Theory of Island Biogeography*）[10] 中提出。这个理论做了两个主要提议：变化着的和相互关联的拓殖和迁入速度将导致这两个过程之间的平衡；岛屿面积与它包含的物种的数量之间的强烈相关。

为了说明拓殖和迁入的速度之间的关系，麦克阿瑟和威尔逊例举了新近可用以拓殖的一个岛屿的情况。他们指出拓殖速度开头将是高的，因为适合于散布的物种将快速到达岛屿，并且因为这些物种对于该岛屿将全是新的。随着时间过去，迁入者将愈益属于业已拓殖该岛屿的物种，因此新物种出现的速度将下降（图 7.5）。迁入的速度也将受岛屿位置的影响，离拓殖者的来源近的岛屿迁入的速度将比较高，而离得远的将比较低（图 7.6）。在另一方面，绝灭的速度将在低水平开始，但是将逐渐上升。这部分地由于每个物种都冒着绝灭的危险，到达岛屿的越多，在那里处于危险中的物种就越多。此外，随着越多的物种到达，每个物种的平均种群大小将因竞争增加而减小——并且一个比较小的种群比一个比较大的种群处在更大的绝灭危险之中。

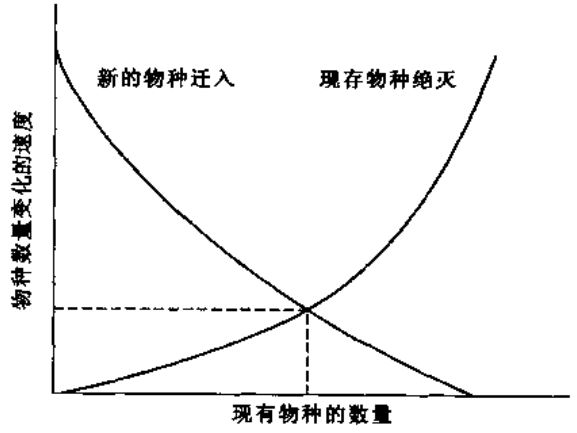


图 7.5　一个岛屿生物区系的平衡模型。新物种的迁入速度的曲线和业已在岛屿上的物种的绝灭速度的曲线在一个平衡点相交。从此点垂直引出的虚线表示将在这个岛屿上存在的物种数量，而水平引出的虚线表示当它处于平衡时生物区系中物种的变化速度（或“流通速度”）。（依 MacArthur & Wilson[61]）

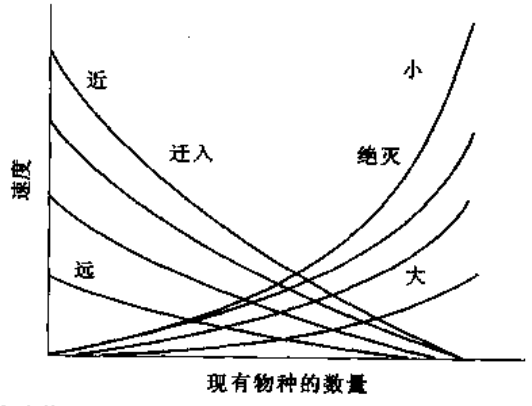


图 7.6　在决定生物区系多样性的平衡点上隔离和面积之间的相互关系。岛屿离它的拓殖者来源距离增大，迁入速度降低（左）。面积增大，绝灭速度降低（右）。（依 MacArthur & Wilson[61]）

最初，少数几个现有物种能够占据的生态位的种类比在大陆上能占据的多，在大陆上它们与许多其他物种竞争。例如，在前面提到的巴拿马大陆和普埃科斯岛之间的比较（见第 157

页），在岛屿上鸟类物种数量比较少，但是由于竞争减少，其每种的数量更加丰富。在普埃科斯岛，每公顷每物种 1.35 对，相比之下，两个大陆地区分别只有 0.33 对和 0.28 对[5]。这种竞争释放效应在横斑蚁鹃（*Thamnophilus doliatus*）上尤其值得注意：在大陆上，它和超过 20 种吃蚂蚁的其他鸟类竞争，每 40 公顷（100 英亩）只有 8 对横斑蚁鹃；在普埃科斯岛，那里只有一种这样的竞争者，每 40 公顷有 112 对。

如果岛屿后来被一个新的物种拓殖，它的食谱和更早的迁入者之一的重叠，竞争释放效应是颠倒的。这可能造成它们之一的绝灭。这可能因为它们的彼此竞争太势均力敌，所以它们不能共存，或者也可能因为它们之间的竞争导致每个物种的种群减少——因为每个物种不得不在它的生态需求上比较特化起来，这转而使物种更易遭绝灭（见第 139 页）。在两种情况下，岛屿上的绝灭速度都将增加。

在所有这些理论情况下，在生物区系中现有的物种数量将明显地是迁入速度和绝灭速度之间的平衡的结果。麦克阿瑟和威尔逊提出，生物区系将最终达到一种平衡，其时迁入速度和绝灭速度是大致相等的，并且这个平衡水平是比较稳定的。

岛屿生物地理学理论是广受欢迎的，因为它给予生物地理学者可以比较他们自己的个别结果的一个理论背景，并因而鼓励一种较结构性的和较少特定性的生物地理学研究。它的方法论也延伸进被水包围的干燥陆地之外的隔离类型。例如山峰（图 7.7）[11]、洞穴生物区系[12]和个别的植物[13]都以这种办法解释，并且这个理论甚至延伸到进化时间，就它们的“迁入者”的昆虫区系而言，把个别的寄主植物物种视为岛屿[14,15]。

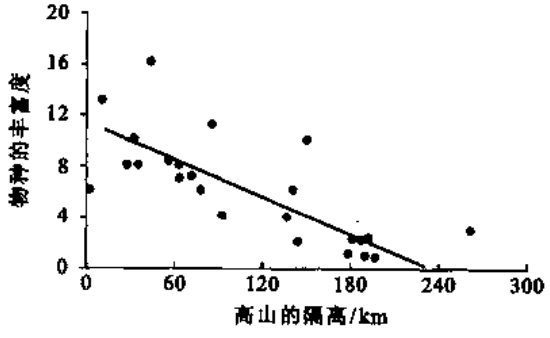


图 7.7 美国西南部的山峰隔离程度和各处发现的哺乳动物的物种数量之间的关系
（自 Lomolino *et al.*[62]）

关于这个理论的又一种想法

在《岛屿生物地理学理论》出版后的年头里，研究者发表了根据这个理论解释各别生物区系的许多论文。这些论文本身又被拿来作为一种测度，表明对这个理论广泛支持到几乎不加批评地把它当成一种基本真理来接受。因此，凡是与根据这个理论的期望不符合的结果，本身又被重新审查来找出程序的或者逻辑的错误，或者将其作为不平常现象来解释这个“异常”结果，或者对其简单地加以忽略，而不是看成对这个理论的可用性或者普适性投下疑问。然而，

后来既对理论本身的性质，也对尔后工作能被视为“证明”或者支持它的程度做了许多批评。例如，这个理论把物种作为彼此等值的简单数值单位处理。它们的可能的生物学的相互关系，比如竞争或者系统进化的效应，因此是被忽略了；或者在物种数量上因进化而不是因为迁入而增加的可能性，与总体的统计效应相比，被认为是微不足道的。在美国科学作家戴维·夸门（David Quammen）的一本饶有趣味的书《渡渡鸟之歌—— 一个绝灭时代的岛屿生物地理学》（*The Song of the Dodo—Island Biogeography in an Age of Extinction*）[16]中，讲述了理论的兴起和后来高涨的批评浪潮的故事。该理论的目前状况也由麦克阿瑟的以前的一位学生，生态学家迈克尔·罗森茨威格（Michael Rosenzweig）同情地做了评述[17]。

被广泛摘引作为支持岛屿生物地理学理论的许多研究，如同美国生态学家丹·辛贝尔洛夫（Dan Simberloff）[18]和英国生物学家弗朗西斯·吉尔伯特（Francis Gilbert）[19]在一篇综述中指出的那样，实际上是太过于不精确了，而许多比较早的研究的统计程式，也受到美国生态学家爱德华·康纳（Edward Connor）和厄尔·麦科伊（Earl McCoy）[20]的批评。研究者也已指出，这个理论预测出的相互作用的格局应该对照另一种“零模型”检验，该模型提出格局仅仅由于偶然。然而，正如罗伯特·科尔韦尔（Robert Colwell）和戴维·温克勒（David Winkler）[21]已经指出的那样，设计一个自身没有偏倚的零模型事实上是极其困难的。用一个真实世界的大陆生物区系作为对比是同等困难的，因为它的组成是以在一个更为多样的生物区系之内的竞争为条件的。

麦克阿瑟和威尔逊的第一个论点是比较大的岛屿含有比较多的物种，得到普遍接受。现在有相当多的证据支持，并且分明大面积效应主要表现为引起更多样的环境和更大的种群存在，而后者降低了绝灭速度[17]。

相反，该理论预测物种的数量将达到并保持平衡，对似乎支持这一预测的工作有相当多的批评。例如，贾雷德·戴蒙德（Jared Diamond）[22]在1968年的一项调查中，比较了在加利福尼亚海峡群岛（Channel Islands）见到的与一篇1917年的评述中记录的鸟类物种数量。他得出结论，在那里繁育的物种数量上存在平衡，即使在每个岛屿上物种流动高达物种数的20%～60%。然而，后来Lynch和Johnson[23]指出戴蒙德忽略了1917和1968年之间海峡群岛环境的根本变化。这包括人类活动的效应，比如捕猎鸟类被杀虫剂毒杀，全新的物种在岛屿上出现，比如欧洲麻雀和欧椋鸟。环境里有了这些变化，在两种情况下物种的数量究竟相似还是不同，对于环境没有变化的话物种数量是否仍旧合理地恒定，什么也告诉不了我们。

Lynch和Johnson发现，在靠近新几内亚的一个岛屿上也由戴蒙德进行的鸟类区系的研究[24]，与一个西印度岛屿上由Terborgh和Faåborg考察的鸟类区系的研究[25]，有相似的缺陷。相似地，Simberloff[26]分析了2个岛屿和3个内陆区域过去26～33年间鸟类区系的记录，发现它们无一显示走向平衡规律的证据。（重要的是认识到这些批评并不驳斥生物区系平衡的观点，它们仅仅表明所考察的工作并不提供对该观点的支持。）

在一个更基本的水平上，艾伦·索尔姆（Alan Solem）[27]提出，比较小的动物比如陆地蜗牛并不符合岛屿生物地理学理论，因为它们需要的分布区如此之小，在任何岛屿上都不会有物种的饱和成员。（第176页夏威夷群岛的果蝇是这个的好例子。）它们也不显示任何平衡状况，因为拓殖事件虽然稀少，但是跟着广泛的物种形成。索尔姆评论说，这个理论就算成立，也是主要应用于脊椎动物，尤其鸟类和哺乳类，它们容易拓殖岛屿，并且为了长期生存需要大的区域。

除了这些特殊研究之外，我们能够无论怎样都确信今天看到的任何生物区系是在一种稳定的平衡状态下吗？如果环境变化了，那种平衡的水平也将改变——而环境在比较遥远的过去和晚近的过去都大有变化。最近几百万年的气候变化不仅引起气候带的纬度移动并因此改变许多岛屿的环境，而且引起海平面的变化，那转而又改变该理论的基本参数之一——岛屿面积。变化的海平面可以把一个岛屿再分成两个或多个次级岛屿，或者把以前分隔的岛屿联合起来。在任何一种情况下，被解释的单位（岛屿）都有了数量和性质的变化。理论上可以提出几千年前的岛屿生物区系到现在可能对这些过程的结果已做出了一个圆满的、完全的适应，并因此达到一种新的生物区系平衡。但是我们自身这个物种随后的影响造成了更大的变化，引起原始特有的岛屿物种的绝灭，引入新的外来物种。我们业已看到岛屿种群通常容易遭到绝灭，例如，据估计，人类的活动在最近30 000年已导致数千个鸟类种群和多达2 000个鸟类物种绝灭。在这些情况下，难以相信任何岛屿生物区系是在稳定的平衡中。如果这样，它们就不能在任何现实情况下为实际数值平衡水平的估计提供一个数据基础，也不能为这样一种平衡将来可能在哪里出现做任何预测。

有些生物学家尝试了把这些气候和地理的变化统合进这个理论里。例如，美国的植物学家贝丽尔·辛普森（Beryl Simpson）[28]研究了安第斯山上“巴拉莫”（paramo）植被的高海拔斑块的植物区系。她得出结论：它们的多样性可能与更新世较低温度时占据的较小区域，而不是与它们今天的区域更相关。相似地，贾雷德·戴蒙德[29]提出，一些太平洋群岛的鸟类区系可能最好解释为在朝向一个新的、更低的均衡度而减少（“放松”）的过程中，因为上升的海平面减少了岛屿的面积。这里的问题是所估计的这些生物区系变化需要的时间是如此之长，所以几乎不可避免地，进一步的地理的或气候的事件将重新改变状况。如果这样，这就对这些岛屿生物区系的任何一个能够被认为是“在平衡中”的程度投下新的疑问。

在考虑物种的流通速度时，优势物种的寿命也是重要的。Case和Cody[30]指出了森林乔木的寿命是如此之长，流通就无可避免地非常缓慢。这由560年前柬埔寨古代哈穆尔（Khmur）王朝首都吴哥（Angkor）废弃后开始生长的森林物种结构，仍然未与周围较老的森林相同的事实证明。在更长的时期里，资料的质量和适合性甚至更不可靠。

于是，任何给定的环境集合下任何岛屿的生物区系都有一个平衡水平，对于理论的这项结论现在似乎不可能证明。但是当然，那不证明该理论是不正确的。该理论关于岛屿面积、相对于它的拓殖者的位置和移入与绝灭的速度之间的相互关系的基本提议，许多观察表明是正确的。这样，这些因子引导着每个岛屿生物区系朝向一个平衡点，即使它可能还未达到那一点。这个理论的价值是它提供了分析和比较的统一途径和标准格式。这些比较可能反过来又揭示出能够刺激和集中进一步研究的理论异常点。但是该理论不能提供可靠的预测——例如在给定环境下一个特定岛屿的平衡水平。

岛屿生物地理学理论和自然保护区设计

岛屿生物地理学理论受到关心自然保护区的管理或设计的人们热烈欢迎，那是不奇怪的，因为保护区可以作为被不设防的陆地“海洋”包围的岛屿那样加以分析。它似乎允诺一个几乎神奇的药方，在维持最大数量物种方面的有效性和在它们的区域经济（及因此在其获得和管理

上的代价）之间保证理想的平衡。但在认识到理论的限制后，如同上面评述的那样，现在清楚它根本不是这样的疗法或者可靠的预测。（对这个理论不足之处的宝贵警告，尤其是把它应用于自然保护方面，可以在 Schrader-Frechette 和 McCoy 的书[31]中找到。）

如同 Shafer[32]评论的那样，物种数量平衡水平的概念没有一个方面现在能够被认为确立了，使它在经受周期的和偶然的两方面变化的环境中是应用价值有限的。该理论的预测只有一个现在似乎是可靠的，那就是在一个岛屿上的物种的数量将直接因它的面积的减少而减少。这得到美国生态学家威廉·纽马克（William Newmark）工作[33]的支持，他研究了美国西部 14 个国家公园中发现的大哺乳动物物种的记录。他发现，兔形目（兔和草兔）、食肉目和偶蹄目（分趾蹄的食草动物，比如羚羊）的 42 个分隔种群自公园建立以来已经从公园消失。这些丧失有的是人类蓄意干预的结果（例如从 Bryce 公园和黄石公园剔除灰狼），但是其他物种消失的格局是与公园的大小密切相关的。这样，最小的公园（Bryce、Lassen 和 Zion）各损失 4 到 6 个物种，而大的黄石公园（面积）是 Zion 公园的 20 倍，没有损失物种。此外，似乎唯独面积是每个公园的大哺乳动物多样性的最好预测者，而不是任何其他因子，比如在公园见到的高度范围、它的纬度或者它含有的植物多样性。英国生态学家詹妮弗·希尔（Jennifer Hill）和保罗·柯伦（Paul Curran）最近关于西非热带森林的片断化效应的研究，得到了相似的结论[34]。然而，把岛屿生物学理论扩展到草原犬鼠的群落所处的“城镇”（towns）的努力表明，这样小的“岛屿”群落的性质是主要由它们周围的环境表征决定的[35]。

大的自然保护区因此会保持较多物种和遭受较少绝灭。但是它们必须是多大呢？有关大多数物种的生存面积需求知道得很少，而这些需求将取决于物种的生态特化和它们的繁育习性。比较大的哺乳动物和鸟类是许多热带猎物保护区的主要保护物种，它们需要很大的占区来满足它们的能量需要。然而在世界的自然保护区的大小范围内，97.9%的保护区面积小于 10 000 km^2，岛屿生物地理学理论的预测变异性是如此巨大，以至没有实际价值[36]。Shafer 评论说[32]，把自然保护区的面积效应与其他因子分开大概是不可能的，即使使用先进的多元统计分析也罢。

人们很容易认为大的保护区比小的保护区好——一个较大的保护区肯定可以支持它所包含的物种较大的种群，而因此使它不大容易遭受意外绝灭。相似地，在一个大的公园内局部的生态变化，也比在一个小公园内更少影响被一个特定物种占据的所有区域。在另一方面，像火灾、疾病那样的随机事件，或者强力的捕食者或竞争者的出现，可能在一个大的公园中消灭某一物种的所有个体，但是不大可能影响许多个小公园的全部。

同时，可以通过建立走廊使隔离的保护区相互联系来减少由此带来的不利作用。在公园范围内对大型哺乳动物检验这一点将是耗费的，而考虑到其世代时间长，这也将是非常耗时而不实际的。然而，弗朗西斯·吉尔伯特（Francis Gilbert）和他的同事[37]，进行了为期 6 个月的关于走廊对隔离的苔藓生态系统中细小昆虫和其他节肢无脊椎动物的动物区系的作用的分析——这个时期等于苔藓中的大部分动物区系的若干世代。研究展示相互连通的斑块中绝灭速度更为缓慢的良好证据，它们的物种平均损失是 15.5%，相比不连通岛屿物种的是 41%。对于捕食者物种，这特别显著，它们因为种群比较小特别容易遭受绝灭，但是它们移动能力较大会使它们更可能利用走廊。这些效应怎样准确反映哺乳动物在更大的范围可能发生了什么，那是难以估计的，但是吉尔伯特提出，可以对在林地斑块中的小型哺乳动物做一个较大范围的实验作为合适的类比。

然而，甚至一个巨大的公园也不会确保在它内部生活的全部物种的未来的安全，如果它并不包含对它们的一些来说所必需的环境的话。这由美国动物学家芭芭拉·齐默尔曼（Barbara Zimmerman）和理查德·比尔戈德（Richard Bierregaard）[38]证明，他们研究了39种亚马孙蛙的繁育需求。它们有的聚集在大的溪流繁育，有的在持久的水塘里，有的在临时的水坑里。于是，一个缺了这些决定性环境的任何一个的大公园，在保护蛙物种上，价值不如含有所有这些繁育环境的一个比较小的公园。而且，像猪的西猯的存在也是重要的，因为它们创造了小水坑，有的蛙类物种在其中繁育。

现在清楚了，自然保护区的大小和位置的决定必须根据生态分析做出：我们想保护什么物种？它们的需要是什么？另外，生态分析也必须包括一项研究，它将帮助估计一个物种的种群必须多大它才有合理的机会长期生存，以及估计支持它所需要的面积。最后，在有的群落中有关键种（见第106页），它们对于许多其他物种的生存是决定性的，它们的消失因此将根本改变群落的性质。在上述蛙的情况，西猯对它们的繁育就是重要的。因此任何保护区面积必须大得足够支持关键物种的最小的有活力的种群。正是这种生存或者变得绝灭的考虑，而不是达到的物种数量的抽象曲线的推论，必须处在自然保护区设计者的心中。除此之外没有任何捷径。

不论岛屿生物地理学理论的有效性，岛屿在自然保护上都有巨大价值，因为它们的隔离提供了对大陆上可以产生绝灭的因子的有用隔绝。例如，澳大利亚的自然保护主义者安德鲁·伯里奇（Andrew Burridge）、马修·威廉斯（Matthew Williams）和伊恩·艾伯特（Ian Abbott）[39]证明了澳大利亚周围的35个岛屿庇护了18个受威胁的哺乳动物物种，并且他们强调了防止外来哺乳动物尤其狐狸引入的重要性。在另一方面，岛屿种群小的表征使它们的生物区系对绝灭比较敏感，如同人类对它们的影响的研究表明的那样。例如，岛屿土著的（即不仅是它们所特有而且确实是在那里进化的）、原始的哺乳动物物种中，27% 由于人类的活动变得绝灭——并且如果在计算中除掉飞翔的哺乳动物，这个数字就上升到35%[40]。

重新开始：拉卡塔岛的故事

在多数情况下，对于栖居在一个特定岛屿上的动、植物复杂的聚群的背后的历史，我们知之甚少。我们可能试图比较不同的岛屿，并且把它们的生物区系放到可能代表一个历史过程的一个系列，或者几个系列，但是这么做存在我们可能主观地解释事实的危险。只有一个单独岛屿的生物区系的历史已在一个长久时期有资料证明，我们才有比较稳当的基础——而我们现在是幸运的，有关于一个岛屿拉卡塔岛（Rakata）的这样一个证明，它的生物区系是在完全瓦解后正重新积聚的过程之中。牛津大学的植物学家罗勃·惠特克（Rob Whittaker）和他的同事自1979年，而澳大利亚的动物学家伊恩·桑顿（Ian Thornton）和他的合作者自1983年都研究了它。这一节的信息大多采自桑顿有趣和刺激的书《喀拉喀托岛》（*Krakatau*）[41]，加上来自惠特克等的其他资料[42]。这些研究项目积累了的（和仍在继续积累的）资料，容许我们分析岛屿的拓殖次序和不同的拓殖方法怎样对此做出贡献。

拉卡塔岛位于印度尼西亚（东印度）群岛，在两个大岛爪哇和苏门答腊之间，距爪哇40 km

(25 英里)，离苏门答腊 35 km，它们是其拓殖者的主要来源（图 7.8）。拉卡塔岛面积 17 km^2 (6.5 平方英里)，约 735 m（2 400 英尺）高，是喀拉喀托岛最大的剩余碎片，喀拉喀托岛被 1883 年巨大的火山爆发所破坏。另外两个岛屿塞尔通岛（Sertung，13 km^2，182 m）和潘姜岛 (Panjang，3 km^2，147m)，是一个更古老更大的喀拉喀托岛的碎片，还有一个新的岛屿阿纳喀拉喀托（Anak Krakatau）出现在 1930 年。这些岛屿上的生物全部被火山爆发所消灭，爆发给岛屿覆盖了一层平均厚 60～80 m（200～260 英尺）的炽热的火山灰，有些地方达 150 m 厚。拉卡塔岛的生物区系调查自 1886 年断续进行，在 1934 和 1978 年间间断了（在 1951 年有一点工作除外），而自爆发百年之后即 1983 年以来已进行了细致的工作。(在下面叙述中，这些调查的时间表示为自 1883 年爆发所过去的时间长度，例如 1908＝E＋25，亦见图 7.9c 的底部坐标。）这些调查表明，拓殖和绝灭的格局不是平稳的，而是受新的生态系统出现时间的巨大影响，并且受动物和植物之间由于食物需求或者散布机制而产生的联系的巨大影响。

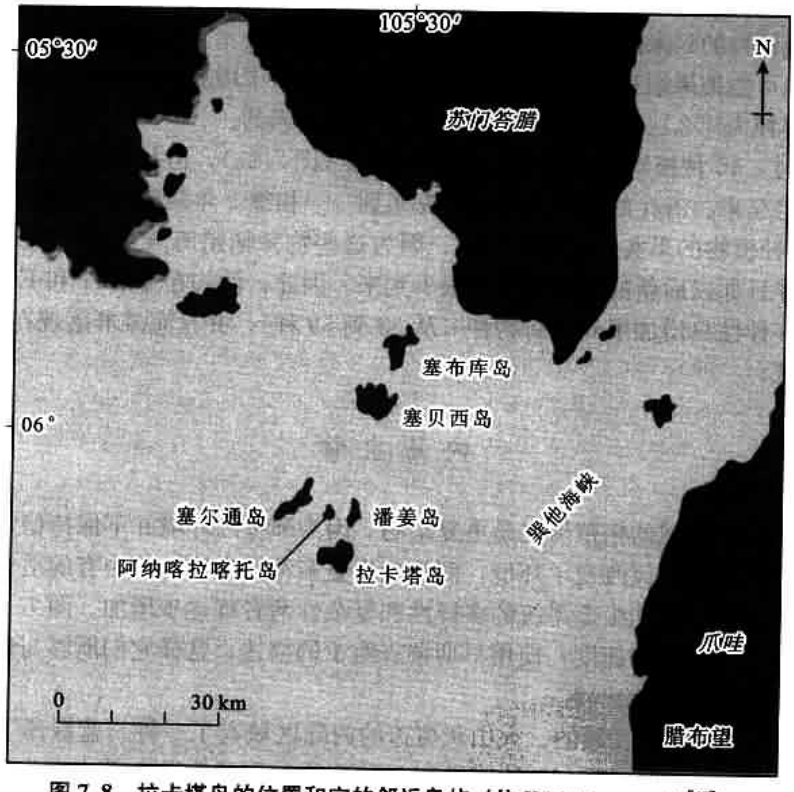


图 7.8　拉卡塔岛的位置和它的邻近岛屿（依 Whittaker *et al.*[63]）

海岸环境

通过与内地环境分开分析海滩和近海滩环境，最有助于理解拉卡塔岛的生物区系的发展。这有两个理由：第一，海滩环境大体不因现生生物在那里定居而改变，并且由于海流和风暴侵蚀部分海滩而同时使其在别处重新沉积，海滩本身也被不停地破坏和重建。这引起频繁的生物

区系局部绝灭而同时在别处重新拓殖。第二，这些环境主要是由进化出海路散布方法的植物所拓殖，而不停息的海潮为它们提供了拓殖海滩的经常机会。

拉卡塔岛海滩到 E+3 时业已有了 9 种有花植物（包括 2 种灌木和 4 种乔木）。11 年后(E+14)这上升到了 23 种有花植物，包括 3 种灌木和 10 种乔木。植物区系业已包括 3 种不同群落。沿着海滩生长着海岸线匍匐植物，比如二叶红薯（*Ipomoea pes-caprae*）。短距离的内陆生长乔木和灌木，是由乔木榄仁树（*Terminalia catappa*）和乔木木麻黄（*Casuarina equisetifolia*）的植物群丛组成。这些林地的所有物种是在东南亚和西太平洋的海滩上广泛分布的，表明它们是善于海运散布的。在这些早期来到海滩的物种里，乔木的数量可能初看来似乎惊人，但是乔木的果实或者坚果个儿比较大，使得它们比较容易有漂浮能力并不会被波浪淹没。(这些物种不是全部必然作为个体到达，在 1986 年一块 20 m^2 的植被，包括完整的棕榈树 3~4 m 高，被抛掷到邻近岛屿阿纳喀拉喀托的海滩。）一旦它们生长了，早期的乔木和灌木为鸟类和蝙蝠提供了休息处，也以果实的形式为其提供食物，它们的粪便是其他乔木比如两种无花果的可能来源。因此，早期拓殖者自身为其他物种的到来提供一个滩头堡。已到达海滩的乔木（比如榄仁树属 *Terminalia*）的种子和果实，也可能被果蝠和螃蟹二者远远带入内地，而拉卡塔岛上缺少蝙蝠和大家鼠之外的哺乳动物，可以解释为什么这种内地传播在岛屿上是比较缓慢的。

到 E+25 时，46 种植物已由海路到达拉卡塔岛（图 7.9c），但是此后它的植物区系的海运的组分开始稳定起来。潜在的拓殖者继续经海来到——相继 2 年阿纳喀拉喀托海滩 2 个月长的调查发现了 66 种植物的果实、种子和种苗。因为这些物种拓殖海滩是如此容易，它们大多数很快这样做，并且那以后新的海运物种将很少到来。因此，例如在 E+41 和 E+106 之间，海滩植物区系的多样性只增加了 6 个新物种（从 53 到 59 种），并且海滩群落现在是相对稳定的，很少有新的增减。

内陆生物

拉卡塔岛的内陆区域的拓殖历史是更复杂的，因为那里的环境并不保持稳定。相反，每一波拓殖者的存在和活动不仅改变了环境，而且产生更多种的生境，其中有的适合拓殖者的新选择。因此，拉卡塔岛的内陆生态系统的多样性和复杂性两者都逐步增加。图 7.9b 是一种尝试，给出这些生态变化的时间和速度，使用早期调查给予的描述，这样它们能够与这个时期拓殖该岛的一些动、植物上的变化比较。

最初，到 E+3 时，被蹂躏的、火山灰覆盖的内陆区域有了一种“蓝绿藻”或蓝细菌的胶膜。这提供了一种潮湿的环境，10 种蕨类和 2 种苔藓的孢子业已在其中萌发和生长，还有 4 种草本植物。（这种早期的蕨类优势可能是因为它们的孢子比有花植物的种子轻。）到 E+14 时，许多有花植物新物种来到了，因此蕨类优势较少了，虽然它们仍旧覆盖许多高地区域。到那个时候，在岛屿上可以在不同水平区分确切的植物群丛。内部的小山和沟谷被一种“禾草草原”覆盖，高达 3 m，由甜根子草（*Saccharum spontaneum*）以及其他禾草和零散的乔木组成。有趣的是，有的匍匐植物和灌木一般是局限于海滩的，在这种依旧贫瘠的拉卡塔植物区系中却能扩展到内陆。

草地也覆盖拉卡塔比较高的山坡，但是在这里它由印度白茅（*Imperata cylindrica*），—

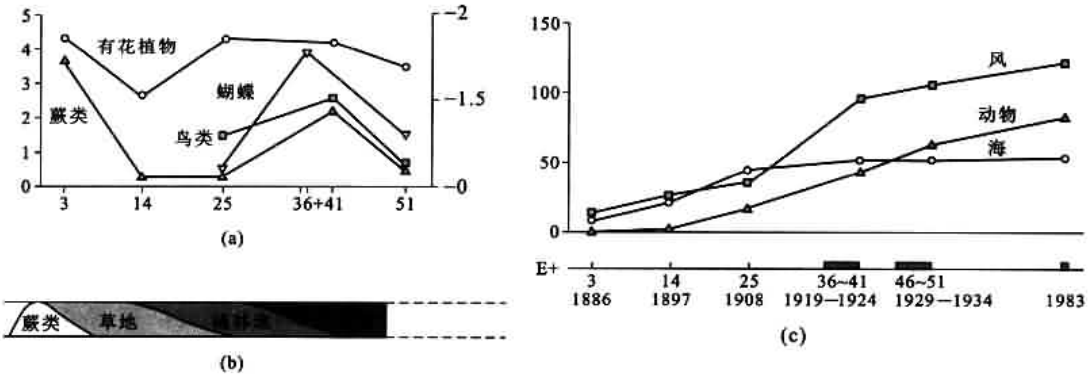


图 7.9 拉卡塔岛变化的生物区系，1883—1934。(c) 中底部的轴表示年代和自火山爆发过去的时期（E+x），色块表示做了采集的时期。(a) 蕨类和有花植物的迁入速度的变化（左侧标尺）与蝴蝶和陆地留鸟的迁入速度的变化（右侧标尺，二者在 1908 年前未调查）；（依 Thornton[41]）(b) 环境变化的速度和性质的主观解释，从科学考察所给描述推断；(c) 蕨类和有花植物最初拓殖的方法，1934 年以后的数字，向来自 1983 年调查的数字外推。（依 Bush & Whittaker[64]）

种在印度尼西亚通常最先拓殖火烧过区域的禾草以及金发草属（*Poganotherum*）占优势。虽然蕨类在这些草地植物区系中仍然存在，但是它们只有 14 种，相比之下有花植物有 42 种。

到 E+25 时，内部草地业已开始被混合的林地和森林所取代，并且到 E+35 时它们几乎完全消失了。森林生长稠密，并且它的林冠在 E+36 和 E+51 之间逐渐郁闭。这引起森林地被物的物理生境和小气候的渐进变化：风速、光照强度和温度全都减少，而湿度增加。蕨类、有花植物、蝴蝶和鸟类的迁入速度的图形（图 7.9a）显示有趣变化，看来像是由这些生态变化引起的。（迁入速度是每年生物区系增加新物种的速度。在一次调查和下次调查之间的 5 年期间里增加了 10 个新物种，因此是每年 2 种的迁入速度。）

对于蕨类和有花植物两者，取代早期的蕨类阶段的草地，似乎没有提供一种环境鼓励新拓殖者的多样性，并且两个类群的迁入速度都下降了。蕨类的下降更大，因为它们的迁入速度在早期蕨类阶段形成时特别高。有花植物的迁入速度在 E+25 它们被又一次取样时改善了，但是到 E+51 时再次下落，这可能是因为开头林地增加为它们提供了更多样的生境，但是森林林冠后来的郁闭限制了光照。与此对比，蕨类的迁入速度甚至在林冠形成的早期阶段继续增加，这大概是因为潮湿的森林为蕨类的第二个类群，主要是需阴物种，提供了理想的环境，它们许多是附生植物，生活在森林树木的树干和枝桠上。对于蝴蝶和陆地留鸟两者，迁入速度随着森林开始形成而上升，但是到林冠郁闭时下降了。因此，林冠的郁闭和这些类群全部的迁入速度的减低同时发生。不过，因为绝灭速度保持比较低，在有花植物的情况，物种总数稍微增加，而在其他类群保持接近恒定。（在林冠郁闭时期绝灭速度继续低，这个事实提示，必定保持了空旷地或林地的斑块。这些可能在森林的边缘周围或者在森林之内，那里乔木倒下了，为适宜开阔生境的物种生存提供了不断的机会。）消失物种的分析提示，有的从未适当确立起来，有的生活在消失了或转化了的生境，其他的有十分有限的分布。

惠特克和他的同事们新近进行了拉卡塔岛及其邻近岛屿的植物区系的资料的一次分析，得出有趣而重要的结果[42]。虽然早期的分析提示，许多绝灭是由于一个变量复合体的机遇相互作用，但是新的分析却表明，这是抽样误差的结果。反之，相对高比例的绝灭作为影响整个岛屿或群落的变化过程的部分，是生境的消失或者转化的不可避免的结果。

如同上面提到那样，拉卡塔岛内陆的生物区系也不同于海岸的，那里几乎全部的生物区系都经空中而非海上而来。这不是一个十分困难的旅程，因为来自爪哇和苏门答腊的风平均风速有 20～22 km/h（12～14 mph），因此风吹的种子可以在大约 2 小时到达拉卡塔。然而，虽然空运的到来者有的乘风，但其他的在动物体内或身上到来。开头，火山灰覆盖的拉卡塔内陆是动物完全不可落脚的，于是，如同从图 7.9c 可见，从 E＋25 的调查时起通过动物散布才成为生物区系的重要贡献者。从那时起，风散布的物种和动物散布的物种的到来的图形平行移动。但是它们上升也更为急剧，因为植物和动物之间的正反馈效应。到 E＋25 时发展了的林地提供了一种环境，使其他有花植物能够拓殖。这些植物的多样性增加，转而为动物多样性的增加提供了食物，如同可以从蝴蝶和鸟类的迁入速度在那时增加的事实看到那样。这个效应由于林冠形成尤其明显。但是来到成长中的森林的动物的数量和多样性增加，也带来其他植物新物种的种子，或者在它们的消化道内，或者黏附在它们的身体上。由此造成的植物多样性的增加，又转过来促进了更多的动物多样性，以此类推。

由动物传播的组分是生态上最重要的组分，因为内陆森林的近乎全部乔木物种的种子是以这种方式来到的。另一方面，在别的植物物种的增加上风传播尤其重要，它提供了全部森林蕨类与许多草本植物和灌木。这些植物的 17％属于菊科（有类似于向日葵和雏菊的花），13％属于萝藦科（马利筋，它的种子有丝样的毛，颇像菊科的种子，容易在风中吹带），而这些物种的 50％以上属于兰科，它们有的由风散布，有的由动物散布。（兰科的种子没有任何食料储存，而为了萌发和生长需要根瘤菌，这提示至少原始的拓殖者可能是在鸟类的腿上来到的，在淤泥中也含有瘤菌。）对于整个植物区系，种子小、由风传播的物种形成拉卡塔植物区系的比例，比相邻的爪哇高得多。

在喀拉喀托岛现存的 3 个开始没有生命的碎片岛屿中，拉卡塔岛是最大和最高的（见图 7.8）。可能预料过最终在这 3 个岛屿上出现的森林将是彼此相似的，并且与相邻的爪哇和苏门答腊的相似——但是它们不是。拉卡塔的低地森林是独特的，因为它们由风传播的新乌檀属（*Neonauclea*）（茜草科）占优势，它能长到 30 m 高。潘姜岛和塞尔通岛的森林相反，是由动物传播的臭楝属（*Dysoxylum*）（楝科）和 *Timonius* 属（茜草科）乔木占优势。为什么这些岛屿的森林会是独特的和彼此不同的呢？人们提出了各种理论。

这些乔木间的差别之一是新乌檀属不如另外两个物种耐阴。如果全部 3 个物种在大致相同的时间来到一个岛屿的话，它就可能被“遮阴掉”。然而，新乌檀属在 1905 年来到拉卡塔，在另外两个物种来到的近 25 年前，而这可能使得它占先一步，并且让它在该岛成为优势。也似乎因为为了确立它自己，它需要翻动的土壤或新的火山灰。另外两个岛屿没有多少科学考察，因此它们的森林的历史不大知道——只是到 1929 年全部 3 个物种都存在了。日本生态学家田川秀夫（Hideo Tagawa）及其同事[43]提出，如果它们全都在大约相同的时间来到，那么生长着的臭楝属和 *Timonius* 属乔木产生的荫蔽，可能使新乌檀属较难繁盛。惠特克及其同事开头指出，不像拉卡塔岛，1930 年阿纳喀拉喀托火山爆发使其他岛屿部分

地被厚达 1m 的火山灰覆盖，而这可能对这两个岛屿的植物区系很有影响。比较晚近[44]他们提出，决定哪个物种碰巧形成优势成分，有很强烈的机遇要素。成功可能取决于诸多因子，比如年代时间、盛行的气候、以前的植被成分存活和它们中哪些可以结果、哪些散布媒介可以被利用等（图 7.10）。

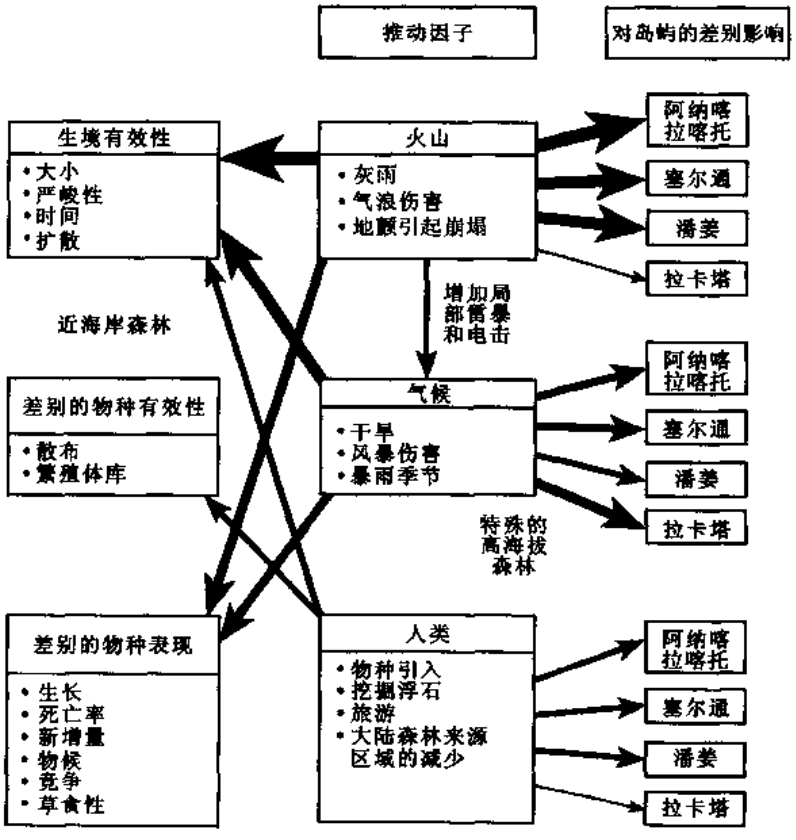


图 7.10 影响喀拉喀托群岛植物演替的不同因子的相对重要性和等级
（自 Schmitt & Whittaker[65]，并经许可）

所有这些，是对甚至在无生命岛屿这种明显简单的情况下解释生态生物地理学也多么困难的良好说明。

无花果树是热带森林的植物区系的一个特别重要的部分，在拉卡塔岛的拓殖上提供了另一个有趣的问题。它们是这些森林的一个主要组分，到 E+40 时，在拉卡塔岛、潘姜岛和塞尔通岛上发现的 17 个无花果树物种，组成那里的乔木物种总数的近 2/3。无花果因为被许多动物用作食物，也是重要的。（在马来亚，单独一棵无花果树有 32 个脊椎动物物种光顾过，而 29 个物种的无花果树被 60 个鸟类物种和 17 个哺乳动物物种利用。）然而，一样重要的是这些动物没有只吃无花果的事实，因而那些吃无花果的动物来到拉卡塔，它们的消化道里也携带了其他乔木的种子，这是十分可能的。但是无花果也提供了拓殖上的一个问题，因为为了产生能育的种子，每种无花果都需要为它自己授粉的黄蜂服务——并且无花果相似地也是黄蜂的生活史所不可缺少的。因此为了这种共生系统有效起来和确立，无

花果和黄蜂两者都要有足够大的种群——但每个组分独立来到拉卡塔，无花果由动物运输，而黄蜂经空中到来。

最后，通过注意什么类型动植物迄今未能拓殖拉卡塔，人们可以学到有关岛屿拓殖的过程和困难的知识。不飞翔的小哺乳动物诸如猫、猴和多数啮齿类是没有的，它们不能穿越多于15 km（9英里）的海洋阻限。例外的是家鼠属的乡间鼠（*Rattus tiomanicus*），已知它能游泳35 km，并且到E+45时已经拓殖拉卡塔。因为没有流动的或者常年的淡水供应，所以岛屿上没有红树林，没有淡水鸟类，没有幼虫水生的昆虫，也没有淡水软体动物。在拉卡塔岛现在还没有成熟的森林，因而没有需要这种环境的鸟类比如鹦鹉、鹦鹉、鹱、犀鸟、八色鸫、缝叶鸟。最后，虽然有的乔木（比如dipterocarps）和灌木的种子有翅，但一般这些种子在风中旅行不超过1.6 km（1英里），因而这些物种是拉卡塔岛所没有的。

在更细节的水平上也有一些有趣的相互作用。例如，拉卡塔岛的鸟类区系包括啄花鸟属（*Dicaeum*），它可以分布桑寄生科（Loranthaceae）植物的种子，这些植物是森林林冠乔木附生的寄生物。然而，拉卡塔的森林还没有老得足以包含寄生物能够攻击的成熟和死亡的乔木。结果，岛上没有桑寄生科，也没有以这些植物为食的桑寄生粉蝶属（*Delias*）蝴蝶，虽然蝴蝶本身是高度迁移性的，并且是有竞争潜力的拓殖者。

所有的这些生态和演替变化的复杂性表明，一个岛屿的拓殖历史不会遵循岛屿生物地理学理论预测的简单途径。麦克阿瑟和威尔逊他们自己在他们的书里也指出此点，在书中他们给出单峰拓殖曲线的一个例子，并且提出入侵的顺序可能影响拓殖的性质和平衡数量[10]。一个植物群落被另一个植物群落替代，造成迁入和绝灭图形显著的不规则性，不仅有植物本身的，也有相关动物区系的。演替的生态系统的统合性质，因此使一个像拉卡塔的岛屿的拓殖历史将表现出明显的变化。岛屿生物地理学理论预测的简单的、单调的曲线，因此只能应用于在一个岛屿的群落格局业已牢固确立的情况。毫无疑问有关岛屿群落的确立和岛屿生物区系的不同物种之间生态相互作用的种种过程，惠特克及其同事的详细研究将继续提供基本资料和洞察力。

概念专栏 7.1 类元周期

除了努力建立岛屿生物地理学理论中的普遍原理外，爱德华·威尔逊比较早地提出岛屿群落中个别物种的分布和分布区经历了扩张和收缩阶段，他称之为“类元周期”（taxon cycle）。这个理论的方法论是，为有不同的生态和分布表征的岛屿物种确定类目，然后推断这些差异是它们在不同时间拓殖岛屿并且彼此相互作用的结果。

这个概念通过想象成一个时间序列最好理解——想象一个物种从它最先由大陆散布来到一个岛屿的历史。该物种可能是来到生态上边缘的生境之一，比如一个海岸群落、草地或低地森林。在这里，它最初是一个多面手，有一个宽广而连续的分布区。然而，由于没有它的正常竞争者、捕食者或寄生者，该物种可能扩展它的生态分布区进入其他环境，比如内陆森林或者山地雨林。该物种是在类元周期的扩张阶段中。

下一个事件是其他物种到来，它的竞争将原来的物种从其最初的边缘生境排挤出去，因此

它的分布就限制在更特化的内陆生境。它现在是在类元周期的收缩阶段中，有比较斑块性、比较不连续的分布格局。原来的物种将在遗传上变得适应在这些生境生活，因而可能作为一个新的特有物种变得可识别。这个过程可能在一个以上岛屿独立发生，但是如果这样的话，这些新物种的每一个将与原来来自大陆的拓殖者而不是彼此之间亲缘更密切。

类元周期理论招来许多批评。在最根本的理论水平上，问题是在岛屿动物区系之内或之间发现的分布格局的多样性是如此多样，以至容易找到将与几乎任何类目一致的例子。还有，不可能证明所提出的分布、适应和亲缘之间的联系是原因和结果的关系，或者它们形成一个时间上的顺序。然而，这样不曾证明的推断在生物学上是不可避免的，并且必定形成分析这些问题的任何努力的一部分。此外，美国的生物地理学家罗伯特·里克勒夫斯（Robert Ricklefs）和埃尔德雷奇·伯明翰（Eldredge Bermingham）在类元周期概念的新近的一篇评述中[45]证明了，在西印度群岛一些鸟类中，它们世系的趋异时间的分子种系发生分析与假说中的假设一致。而且，即使周期假设被证明是不普遍的，也可以公平地说，减少整理岛屿生物地理现象的巨大多样性的任何成功尝试，都必须被视为值得花时间的。

在那里进化：适应辐射的机会

当拓殖者第一次进入一个岛屿，它们可能遇到许多困难，但是对于能够长久生存得足以进化的那些物种，有丰富的机会使自己适应新的环境。这些机会存在，是因为缺少在别处以它为食的许多寄生物和捕食者，和缺少正常与它竞争的许多其他物种。像加拉帕戈斯群岛上的达尔文莺雀（见第 133 页），它或许辐射进化成为它以前不利用的生活方式。

在佛罗里达海礁的顶端外的德赖托图格斯群岛（Dry Tortugas Islands）能够找到这方面的好例子，只有两三种蚂蚁在那里拓殖成功[10]。一种是狂蚁（*Paratrechina longicornis*），在大陆上正常只在开阔的环境中巨大的物体下或它的掩蔽下营巢，但是在德赖托图格斯，它在树干或者开阔的土地等环境中营巢，那在大陆上是别的物种占据的地方。但是，不是每个物种都能以这种方式利用这样的机会。在佛罗里达大陆上，长伪蚁（*Pseudomyrmex elongatus*）局限于在红树上营巢，占据靠近树顶的细小空枝。虽然它能够在德赖托图格斯拓殖，但是它在那里依旧局限在这种十分有限的营巢生境中。

这种行为习性上或者食物上的更换，转而又提供机会，使生物通过进化变化成为永久适应新的生活方式。这个过程需要一个比较长的时期，而因此除了在大而稳定得足以保证进化中的物种不致绝灭的岛屿外，是不可能发生的。但是如果一个岛屿的确提供了这些条件，那么显著的进化变化可以因拓殖中的物种饰变起来充填空闲生态位而发生。这种在隔离中进化的事例由非洲的大湖群提供，它大得足以提供巨大的环境多样性，古老得使这些生态机会足以通过进化变化实现起来。特别是丽鱼类，能够对此加以利用（图 7.11），并进行了迅速的进化变化，在坦噶尼喀湖产生了 37 个属 126 个物种，在马拉维湖产生了 20 个属 196 个物种[46]。对于拓殖或者进化变化要能够补充由于绝灭的损失来说，其他湖泊大多数可能太小、太不长久，或者起源太晚，并且在动物区系上是贫乏的。特别是湖泊的比较深的部分，拓殖者惟一的可能类型是正常的浅水鱼类，因为它们从邻近的河系进入湖泊，但如果通过它们的进化变化去开发，大概

要用相当长的时间。

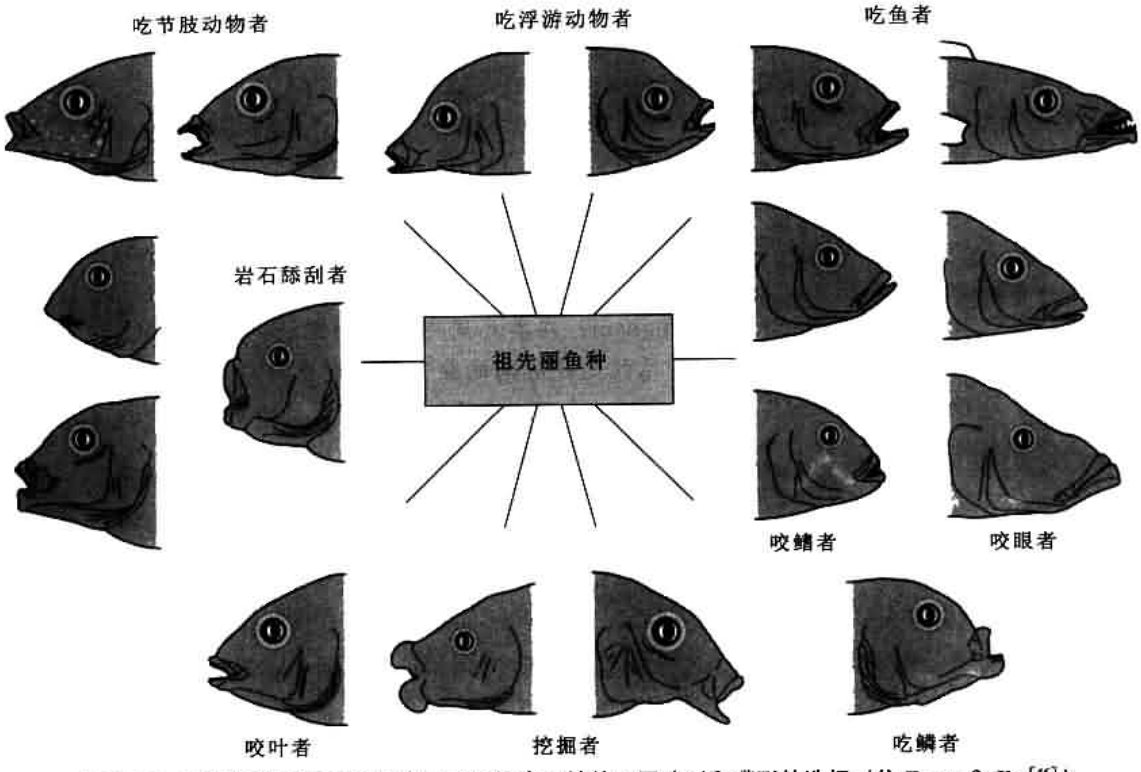


图 7.11 马拉维湖中丽鱼进化出了不同摄食习性的不同头形和嘴形的选择（依 Fryer & Iles[46]）

另一种趋势是，岛屿物种失去了原来让它们到达新家园的散布机制。一旦处在岛屿的有限区域里，长距离散布的能力就对物种不再有价值了。事实上，这是一个短处，因为生物或者它的种子现在更可能被吹到海里。种子倾向于失去它的翅或羽毛状聚伞花序，而许多岛屿昆虫也是无翅的。有些岛屿鸟类失去翅可能部分也因此缘故，还可能因为往往没有它们需要飞逃躲避的捕食者。新西兰的几维鸟和恐鸟、马达加斯加的象鸟、毛里求斯的渡渡鸟是许多例子当中的几个（后 3 种鸟是绝灭的，但是仅仅因为它们被人类捕杀）。

无乔木的岛屿为其他植物充填这个生态位提供了机会。乔木的种子通常比其他植物的种子大和重得多，因而往往不适用于长距离散布。结果，其他植物可能发展起来充填这个空闲的生态位[47]。从已经具备强壮木质茎的灌木产生一种乔木，需要的饰变是比较微小的——仅仅从多茎分枝习性变化到集中单一的较高树干即可。例如，虽然大多数茜草科的成员是灌木，但是在萨摩亚，这个科产生了 8 m（25 英尺）高的乔木，*Sarcopygme* 属，它顶端有大叶的棕榈状树冠。虽然从草本产生乔木需要更为综合的变化，但是许多岛屿也呈示了这种事例。在许多情况下涉及的植物是菊科的成员，或许因为它们有不平常的散布种子的巨大能力，它们是坚硬的，并且业已有部分木质的茎。（事实上，新近提出了树状的习性在菊科是原始的。）属于这个科的，既有在许多岛屿上已进化成灌木的苦菜，还有葵花。在南大西洋的圣赫勒拿孤岛上能够找到 5 种不同的乔木，4～6 m 高，它们由 4 个不同类型的迁入的葵花在那里进化而来（图 7.12）。这些乔木的 2 种（圆叶滴木 *Psiadia rotundifolia* 和白木千里光 *Senecio leucadendron*）

是比较广布的属的特有物种，而另外 3 种（粗壮树胶木 *Commidendron* robustum、完叶黑木 *Melanodendron integrifolium* 和披毛树 *Petrobium arboreum*）被识别为全新的属。这后 3 属因此既是特有的（即已知仅在圣赫勒拿岛），又是土著的（即在那里进化的）。

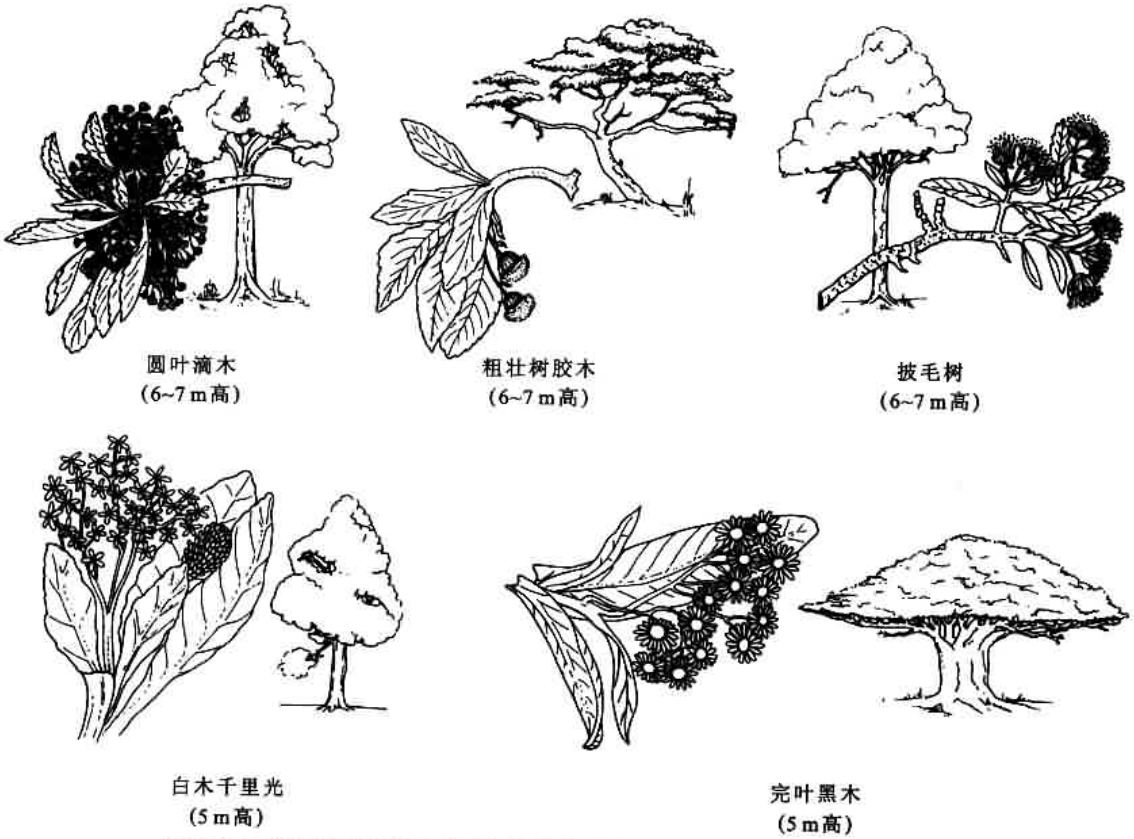


图 7.12　在圣赫勒拿岛上从迁入的葵花进化来的多种乔木（自 Carlquist[47]）

发现岛屿物种在大小上与它们的大陆亲属不同，这是很平常的，美国生态学家特德·凯斯（Ted Case）[48]讨论了这个现象。岛屿时常缺乏一种特殊类型的捕食者，因为它的猎物的种群大小小得不够提供可靠的食物资源。缺少捕食者可以增加猎物物种的生存比率，并且让它生长得更迅速，因为它能在以前是危险的时间和地点摄食。捕食者也可能偏爱捕捉猎物物种的较大样本。因为所有这些缘故，岛屿食草动物的平均大小，比如一些啮齿动物、鬣蜥科蜥蜴、海龟，可以变得比它们的大陆亲属的平均个头大。

岛屿物种个头改变的另一个理由，是它的有些竞争者可能不存在。例如，如果一种比较小的竞争者不存在的话，那么一个岛屿物种可能变成比较小的去拓殖那个空闲生态位。相反也成立，如果它的竞争者比较大，如同科摩多巨蜥（*Varanus komodoensis*），在印度尼西亚群岛生活在科摩多岛（Komodo Island）和附近的佛罗勒斯岛（Flores Island）的一种巨蜥，这些动物体型增大，占据了在大陆上由其他大动物充填的生态位。

所有这些生物在岛屿上进化去充填一般靠近它们的生境。但是经常在岛屿上见到的其他进化变化，是岛屿环境本身的而不是局限的动物区系和植物区系的直接结果。我们已看到了小种

群的效应可能是多么严重。但是如果每个个体的个头缩小的话，同一个岛屿将能支持同一种动物的较大种群。岛屿上的这种进化趋势由侏儒象化石的发现证明，它们一度在地中海和印度尼西亚的岛屿上生活。

夏威夷群岛

如同看到的那样，岛屿生物有许多方面是独特的，但是在其他许多方面与大陆陆块上的生物仅仅程度不同。所有这些不同因子的作用结果能够通过审查一群特殊岛屿的动、植物区系看到。夏威夷群岛提供了一个绝好的事例，因为它们形成一条孤立的岛链，长 2 650 km（1 650 英里），处在北太平洋的中央，恰好在热带内（图 7.13）。舍温·卡奎斯特（Sherwin Carlquist）提供了群岛和它的动、植物区系的有趣解释，指出了在那里发现的许多适应的重要性[49]。比较晚近，关于夏威夷生物地理学的一本论文集[50]包含了许多强烈吸引人的文章，而其他的文章将在关于太平洋岛屿的一般生物区系的论文集[51]中见到。

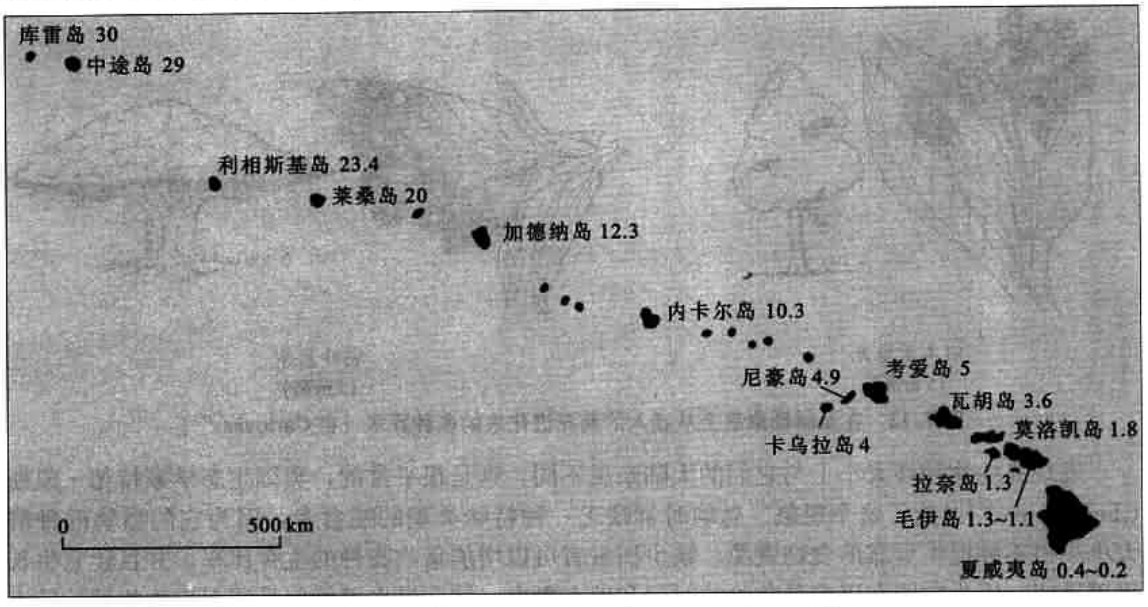


图 7.13 夏威夷岛链，数字表示各岛屿的百万年年龄。

夏威夷群岛是由地质热点产生的一个火山岛链的最突出的例子的一部分（见第 153 页）。它们从 5 500 m（18 000 英尺）深的海底升起，每年向西北移动 8～9 cm。整个岛链有 129 座火山，其中的 104 座其原始的高度足以达到海洋表面并且形成岛屿（或者增加到一个现存岛屿之上）。最年轻和最大的岛屿夏威夷，只有 70 万年之久，由 6 座火山组成，其中 2 座仍在活动。最西面的岛屿库雷岛（Kure）是仍在海平面以上的，近 3 000 万年古老，但是皇帝号海山链（Emperor Seamount chain）由其他浸没的岛屿和火山组成，它向西然后向北延伸，接近西伯利亚的堪察加半岛。在那里明治（Meiji）海山坐落在库里尔海沟（Kurile Trench）的边缘，并将最终消失回归进入地球深处。

明治海山是由热点在8 500万年前形成在今天夏威夷的位置，因此至少在那么长时间中岛屿和浸没的火山在北太平洋中部一直在形成着。然而，在过去有过这样的时期，没有一个能够看见的岛屿，或者只有很快被浸没的低地。这些时期中最晚近的延续了1 800万年，以大约3 000万年前库雷岛的出现告终。因此库雷岛是拓殖者可能定居的最古老的岛屿，它们可能是今天夏威夷群岛的生物区系的祖先。虽然直到最近500万年，大多数后来的岛屿都小，但是不断有偶尔比较大而高的岛屿，可能为库雷岛的生物区系的后裔提供了家园。

形成夏威夷群岛的岩石可以精确测年，而计算动、植物世系分子变化速率的现代技术也提供了不同的属和种的趋异时间的相似测年系统。如同美国的学者汉普顿·卡森（Hampton Carson）和戴维·克莱格（David Clague）[52]已经证明那样，因此在夏威夷群岛的情况下，现在产生我们这个行星的两个伟大引擎的齿轮令人神往的整合是可能的——板块构造引擎导致新的岛屿出现，进化引擎通过产生新的生命形式对这些机会做出反应。正如下面我们将看到的那样，这种整合有力地提示，现存最古老的岛屿出现在3 000万年前到1 000万年前之间，事实上是今天夏威夷的动、植物的一些祖先的进化场所。一旦它们来到任何特定的岛屿，这些动植物有能力多样化，并且往往扩散到岛链的新添加的岛屿上，这些岛屿是随着比较老的岛屿逐渐被侵蚀和消失在海下而形成的。高高的火山山峰仿佛是岛中之岛，因为它们的高山植物从一个“岛”扩散到另一个“岛”是困难的。作为替代，它们在各个岛上从邻近位置比较低的植物群独立地进化了。夏威夷91%的高山植物是特有的，远比整个岛屿植物区系的特有比例（16.5%），甚或单纯有花植物的特有比例（20%）为高[53]。

许多夏威夷动植物的最近亲属生活在印度－马来西亚地区。例如夏威夷种子植物的1 729个物种和变种，40%是印度－马来西亚起源，仅仅18%是美洲起源的。同样，夏威夷的168种蕨类接近一半有印度－马来西亚亲属，但是仅仅12%有美洲亲缘。这是不令人奇怪的，因为夏威夷群岛的东面的太平洋是几乎空空如也的，而夏威夷岛链的南面和西面包含许多岛屿，能够用作移居者的中途家园。适应在这些岛屿上生活的生物，也能够比来自美洲的大陆的生物更好地适应在夏威夷群岛生活。但是，见于夏威夷群岛的鸟类，21个世系中的约一半看来起源于北美洲。

到达的机制

夏威夷鸟类来到群岛的方式是足够明显的。大概与它们一起来到的植物之一是鬼针草属（*Bidens*），菊科的一个成员，它的种子具须，本身容易附着在鸟羽毛上。夏威夷的非特有种子植物中约7%大概以此方式到来[53]。夏威夷的昆虫也是经空中来到的。昆虫学家动用了飞机和轮船，在太平洋上空不同高度拖曳密网，捕到许多昆虫，其中多数合乎期望，是体轻的物种。这些类型也在夏威夷群岛占优势（说明它们是空气传播来的），但是在那里也发现比较重的蜻蜓、天蛾和蝴蝶。

虽然在整个世界上有花植物远比蕨类普遍，但是在夏威夷，两者的多样性比较均衡——迁入的被子植物225种，迁入的蕨类135种，这个事实表明风对提供拓殖者的影响。蕨类的成功相对比较大，大概因为它们的孢子比有花植物的种子小而轻的缘故。在夏威夷群岛的非特有的

种子植物中，几乎 7.5%肯定是由风携带来的，而另外的 30.5%有细小的种子（直径限于 3 mm），也可能是以此方式来到的。

可能由风传播种子到达夏威夷的植物中，最有趣者之一是乔木铁心树属（*Metrosideros*）。它是异乎寻常的，因为它的种子与其他乔木的种子相比是细微的，而这使得它得以广布，遍及太平洋群岛。这是一种先锋树木，能在实际上没有土壤的低地熔岩碎石上成林——这在火山岛上是一个巨大的优点。铁心树属在不同的环境中外形不同，显示了巨大的可变性，从热带潮湿雨林中的大树，风吹的山脊上的灌木，到沼泽中小到 15 cm（6 英寸）高，因而它是夏威夷森林的优势树木。虽然这些差异很可能至少是部分基于遗传，但是不同的类型并不是不同的物种，在两个不同的类型（和生境）彼此相邻的地方，发现了中间类型。

种子植物进入夏威夷群岛，一个最重要的方法大概是种子包含在鸟的消化道内，鸟吃了含种子的果实（例如紫浆果、檀香）。群岛的非特有种子植物，约 37%大概是以此方式来到的。成功地来到群岛的植物，许多有肉质的果实，而不像它的同科的其余植物那样有干燥的种子（例如见于夏威夷的薄荷、百合和茄属各物种）。一个这种的例外看来是蔬菜属（*Viola*），此属的夏威夷成员与白令区的成员是最近缘的，因为从白令区有 50 来种鸟类季节性地飞到群岛越冬。

经海水散布只占非特有的夏威夷种子植物的约 5%。像无处不在的椰子一样，群岛也包含了一种托卡塔草海桐（*Scaevola toccata*），这种灌木有白色的浮性果实，并且沿考爱岛海滩形成稠密的篱障。另一个海运的移居者是刺桐属（*Erythrina*），这个属的植物多数有浮性的豆状种子。在夏威夷，刺桐属到达海滩之后适应岛屿环境是异乎寻常的，并且在岛上发展了一个新的特有种珊瑚树（*E. sandwichensis*）。珊瑚树的种子不像它的祖先的种子，并不漂浮——往往表征一个岛屿物种其散布机制丧失的一个例子。

除了夏威夷群岛的成功拓殖者之外，许多类群未能达到群岛。那里没有真正的淡水鱼类，没有土著的两栖类、爬行类或者哺乳类（一种蝙蝠例外），而 21 个目的昆虫也是完全没有的。如同可以预期的那样，这些生物的大多数是一般似乎散布能力十分有限的类型。例如，蚂蚁在世界热带的其他部分是昆虫区系的一个重要部分，但在夏威夷是本来没有的。然而，它们自被人类引入之后现在已有 36 个不同物种自行确立并充填它们在昆虫区系中通常占优势的角色。这证明障碍是到达岛屿，而不是夏威夷环境的性质。

在夏威夷群岛内进化辐射

一些类群的短缺依旧给成功的拓殖者提供了更多的机会。若干科的昆虫，诸如蟋蟀、果蝇和步行虫，表现了极其多样的物种适应辐射，每次辐射仅仅由原先迁入的几个群体发出。例如果蝇，属于近缘属的果蝇属（*Drosophila*）和潜果蝇属（*Scaptomyza*），在夏威夷群岛经历了巨大辐射。在世界范围已知的超过 1 300 个物种中，在夏威夷群岛业已描记了超过 500 个物种，那里大概还有另外 250～300 个物种正待描记。该群岛果蝇物种众多，大概部分是由于那儿见到的气候和植被的巨大变异，并且也部分由于植被小岛被熔岩流周期性隔离，每个小岛为新物种的独立进化提供了机会。但是另一个主要因子是，当生态位缺乏通常的栖居者时，夏威夷果蝇有能力利用土著植物的腐烂部分作为它们的幼虫摄食和生长

的生境。这种食物变化大概也是由于在夏威夷群岛它们的正常食物酵母丰富的发酵物质稀少的事实。

分子研究表明，夏威夷群岛的全部果蝇科的共同祖先大约在3 000万年前从亚洲大陆类型趋异。与不同岛屿的年代（见图7.13）比较提示，这必定发生在库雷岛上，那时该岛屿还年轻，近900 m（3 000英尺）高。相似地，这些研究表明，2 400万年前潜果蝇属从果蝇属趋异，提示这个事件发生在利相斯基岛（Lisianski），那一度是一个约1 220m高的岛屿。夏威夷“花翅”（picture-winged）果蝇的染色体结构的详细研究，现在使得重建必定发生了的拓殖次序成为可能[51]。如同可以预期的那样，一般西边比较古老岛屿的果蝇是东边比较年轻岛屿的果蝇的祖先（图7.14）。最年轻的夏威夷岛有19个物种传自比较老、比较西边的岛屿物种，但是它的物种无一显得是比较老岛屿的那些物种的祖先。（今天的毛伊岛、莫洛凯岛和拉奈岛曾形成一个单一的岛屿，一直到冰川后期海平面上升。它们的果蝇属物种因此作为一个单一的动物区系对待。）在夏威夷岛本身，分子研究表明，在岛屿的比较南部的物种是早达20万年前从比较北部的物种进化的，而后者早在40万和60万年前之间就出现了。

巨大的适应辐射的相同现象也发生在其他动、植物类群之中。因此，一般来说虽然岛屿包含不同的科比较少，但是每一个科所包含的物种多得不平常。它们几乎全部是每个岛屿独特的——夏威夷的植物区系超过90%的物种是该群岛特有的。

夏威夷的适应辐射有许多其他的例子，但是有3个特别有趣：植物中的银剑和半边莲[54]与鸟类中的吸蜜鸟。银剑是北美洲西南部的沥青草（菊科）传下来的，大概作为粘质的种子黏附在鸟类的羽毛上来到群岛。它们在群岛上只产生了3个属［*Dubautia*，银剑属（*Argyroxiphium*）和*Wilkesia*］，但是这些属拓殖了各种各样的生境。例如，在毛伊岛哈莱阿卡拉山（Mount Haleakala）3 050 m的高峰的不毛的火山渣和熔岩上，能够生长少数植物，其中两种是银剑。*Dubautia menziesii*以它的高高的茎和肥厚多汁的叶适应于这一干旱环境，而银剑（*Argyroxiphium sandwichense*）披着银晃晃的毛反射阳光。在裸露的火山山峰下几百米，环境处在另一个极端，因为大部分雨水落在900～1 800 m的高度，这些地区每年得到250～750 cm（100～300英寸）的降雨。毛伊岛的普库丘山（Mount Puu Kukiu）高1 770 m以上的地区，沼泽密布，卡氏银剑（*A. caliginii*）繁茂。在考爱岛，多雨导致密雨林发育，*Dubautia*属在密林中进化成了树状物种，*D. knudsenii*树干粗0.3 m，巨大的叶子在阴暗的森林里集取最大量的阳光。考爱岛还有一种银剑也表现出岛屿植物变树的倾向。在这个岛的比较干燥的部分，生长着*Wilkesia gymnoxiphium*，长茎使它高踞灌木之上竞争阳光和生存空间。*Wilkesia*属是另一个例子，表明其丧失了最早把它的祖先原种带到岛上的散布机制，其种子是沉甸甸的，缺乏菊科中通常见到的风散布的蓬松的种子。夏威夷群岛内3个银剑属中28个物种的散布格局，与果蝇科十分相似（图7.14）[54]。分子证据提示，这3个属有一个来到考爱岛上的共同祖先。

半边莲科见于世界的一切部分，但是在夏威夷群岛经历了不平常的适应辐射，因为它的正常竞争者兰科植物是罕见的。夏威夷的半边莲包括150个特有物种和变种，形成了6个或7个特有的属。单是一个特有属*Cyanea*已知就超过60个物种，它表现了难以置信的叶形多样性（图7.15），其植株从乔木*C. leptostegia*高9 m（外形与沥青草*Wilkesia*属相似），到软茎的*C. atra*高仅0.9 m。另一个属*Clermontia*的物种总体大小变化比较少，但是在花的大小、形

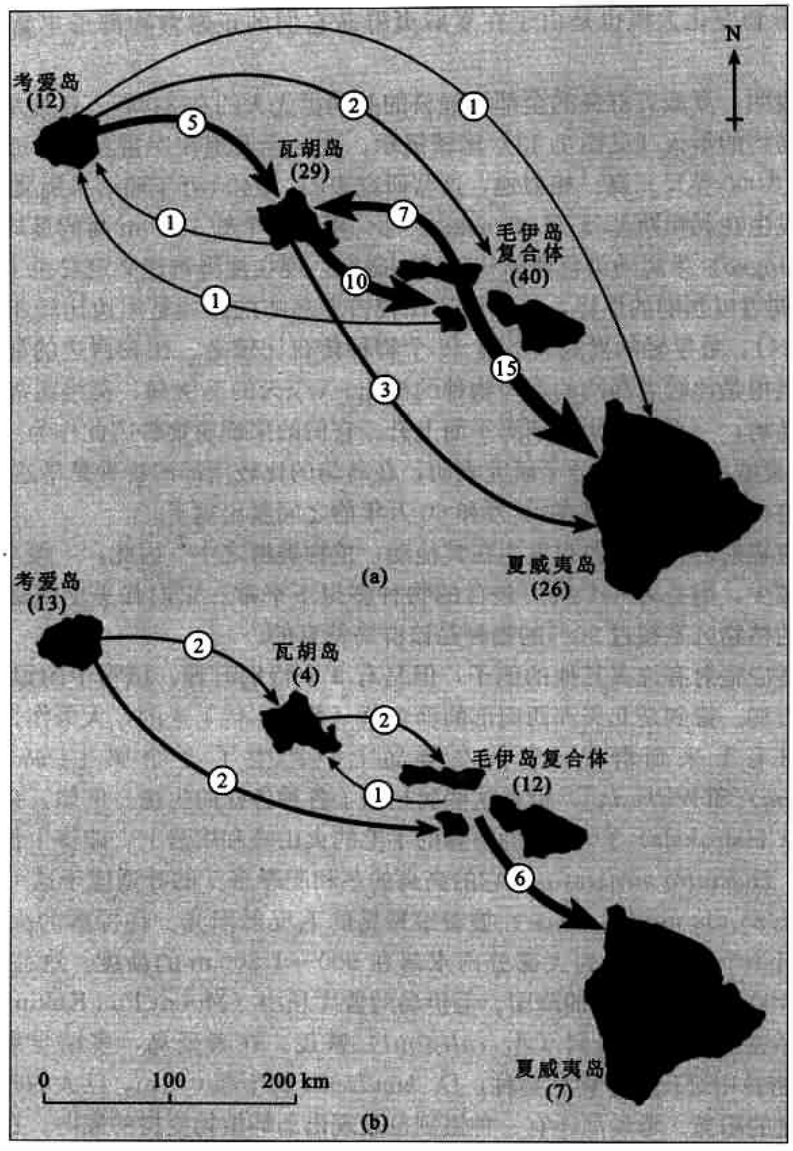


图 7.14 花翅果蝇（a）和银剑植物（b）的物种之间的相互关系所提示的夏威夷群岛内的散布事件。箭头的宽度是与内含的散布事件的数量成正比的，而各个岛屿的物种数量示于括号内。（自 Carr *et al.*[54]，经 Oxford University Press 许可）

状和颜色上十分地多变。这些花主要是管状的和颜色鲜艳的，是往往与鸟类授粉有关的一种花型。在隔离的岛屿比如夏威夷上，适应鸟类授粉的花比较大，可能是因为没有正常在大陆为这样的花授粉的大型昆虫。夏威夷半边莲的适应辐射伴以鸟类的食蜜类型唐纳雀亚科的适应辐射，绝非巧合[55]。

这些鸟类的祖先可能是来自亚洲的雀状迁入者[56]，以昆虫和花蜜为食。适应辐射已经从原来的迁入者产生了 11 个特有属，构成特有科管舌鸟科（Drepanididae）（图 7.16），但是也已知另外大约 30 个物种是绝灭的。诸如 *Himatione*、*Vestiaria*、*Palmeria*、管鸹属

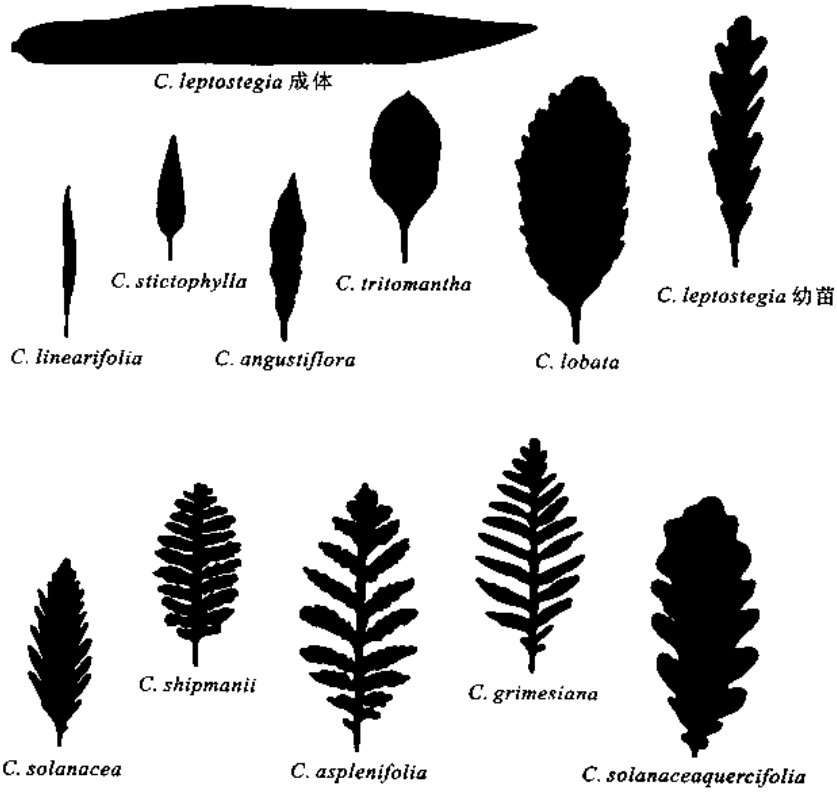


图 7.15 半边莲科 *Cyanea* 属的不同物种的叶子

(*Drepanidis*) 等许多个属、*Loxops* 属的许多物种和异颚雀属 (*Hemignathus*) 的一个物种长嘴异颚雀 (*H. obscurus*)，仍然是吃花蜜者，从乔木铁心树属 (*Metrosideros*) 和半边莲科 *Clermontia* 属的花朵取食。因为花蜜也吸引昆虫，所以发现许多吃蜜的鸟类也是吃昆虫者，这是不足为奇的，而由此到单以昆虫为食只是小小一步。异颚雀 (*Hemignathus wilsoni*) 用比它的嘴的上一半稍短的下颌，插入树皮裂缝之中，探寻昆虫，毛伊岛厚喙雀 (*Pseudonestor xanthophrys*) 用它锋利的嘴撕裂枝桠，寻找昆虫。其他类型也有锋利而有力的嘴，它们用它咬开种子、核果和豆子。新近绝灭的管舌雀属 (*Ciridops*) 有纤巧的嘴，用来吃夏威夷棕榈属 (*Pritchardia*) 果实的柔软果肉。

这些夏威夷鸟类辐射成比加拉帕戈斯群岛上的达尔文莺雀 (见第 133 页) 多如此许多的物种，思索这是为什么是有意义的。可能的理由包括如下事实：夏威夷群岛更古老，包括远为多种多样的环境，而位置比加拉帕戈斯群岛的岛屿离开大陆更远，从而更隔离，新的遗传型能够在其中出现和进化。

夏威夷群岛鸟类区系的新近研究也表明，作为生物区系变化速度的或者岛屿面积和物种数量之间关系的估计基础，现代生物区系是不可靠的。久已知道，自从欧洲人和他们的动物来到后，约有十几种夏威夷鸟类物种绝灭了。但是美国生物学家斯托尔斯·奥尔森 (Storrs Olson) 和海伦·詹姆斯 (Helen James) 的研究[57,58]，揭示了夏威夷鸟类至少 50 个现在绝灭的物种——比今天群岛的整个鸟类区系还多。这些 (绝灭物种) 包括不会飞的鹅、秧鸡和雁状鸭

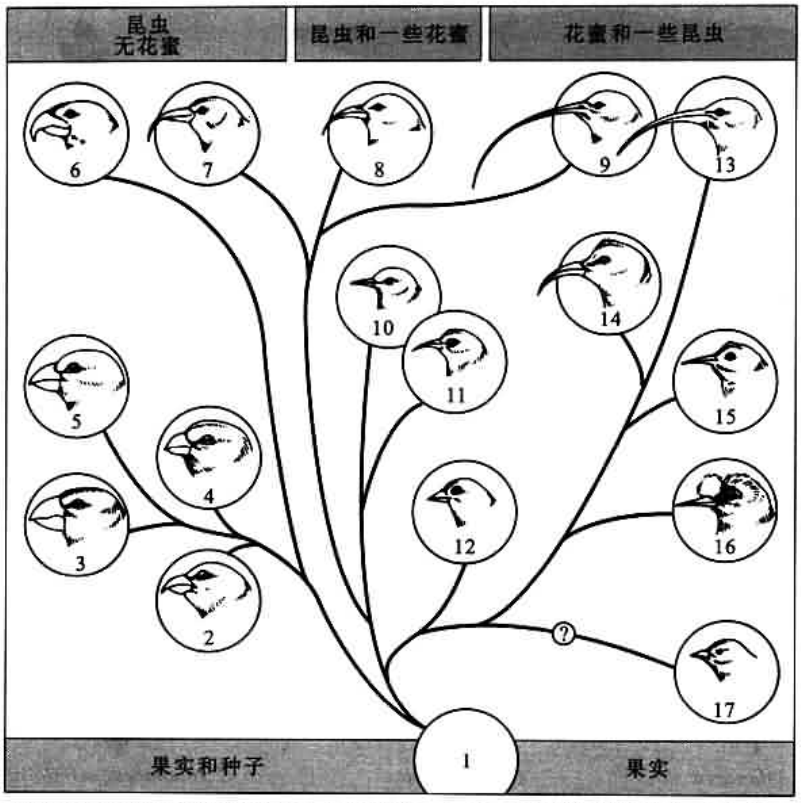


图 7.16 夏威夷唐纳雀亚科嘴形的食性适应进化。1. 来自亚洲的雀状未知拓殖者；2. 鹦嘴鸟（*Psittirostra psittacea*）；3. 科纳松雀（*Chloridops kona*）；4. 黄胸拟管舌鸟（*Loxioides bailleui*）；5. 莱桑拟管舌鸟（*Telespyza cantans*）；6. 毛伊岛厚喙雀（*Pseudonestor xanthophrys*）；7～11. 梦露异颚雀（*Hemignathus munroi*），短嘴异颚雀（*H. lucidus*），长嘴异颚雀（*H. obscurus*），小夏威夷绿雀（*H. parvus*），夏威夷绿雀（*H. virens*）；12. 猩红管舌鸟（*Loxops coccineus*）；13. 夏威夷监督吸蜜鸟（*Drepanis pacifica*）；14. 镰嘴管舌鸟（*Vestiaria coccinea*）；15. 白臀蜜鸟（*Himatione sanguinea*）；16. 冠旋蜜鸟（*Palmeria dolei*）；17. 白颈管舌雀（*Ciridops anna*）。（分类学依 Pratt *et al.*[66]）

类、6 种鹰和苍鹰状鸮、近 20 几种管舌鸟科莺雀，大多是食虫类型的。这些物种在约公元 1500 年玻利尼西亚人来到群岛时仍然生活着，但是在此 300 年后欧洲人来到前已开始绝灭。关于鸟类绝灭的相似证据的报告来自许多其他太平洋岛屿，并且现在清楚了：今天看见的个别岛屿上的分布格局、特有性和物种数量，作为群岛上鸟类种群有关的概括基础是完全不可靠的。

由于它们靠果实、种子、花蜜和昆虫为生，不足为奇的是管舌鸟科无一表现出在岛屿鸟类上往往见到的飞翔能力的丧失（虽然也可能它们在那里一度存在，却由于人类捕猎而变得绝灭了。）然而，在夏威夷岛和西边的莱桑岛上，秧鸡科的一些属已经不会飞了（这个特殊科鸟类的一个普遍现象）。这种没有飞行能力现象在夏威夷的昆虫中也是普遍的：在步行虫的特有种中，184 个物种没有飞行能力，而仅 20 个物种全翅。脉翅目是另一个例子——通常它们的翅大而透明，但在有些物种已经缩小，而在另一些物种已经变厚和有刺了。

摘　要

1. 岛屿提供了研究进化的独特机会，因为它们的隔离、贫乏的动物区系和植物区系都是快速的进化饰变和适应辐射的理想情况。

2. 岛屿生物的风险是不平常的，因此在迁入、拓殖和绝灭的过程之间存在一种复杂的相互作用。不同大小、地形和隔离程度的许多岛屿，提供了大量不同的天然实验，让人们得到分析和比较这些不同变量的结果的宝贵机会。

3. 这些资料的定量分析新近已经出现，提供既在大陆上、也在岛屿上能洞察生态系统的历史和结构的极其宝贵的观点。然而，建立在不同大小和位置的岛屿上的、将见到的物种数量的预测，已经证明是靠不住的。这些理论对自然保护区设计也没有提供多少帮助。

4. 拉卡塔岛自从它在 1883 年被喀拉喀托火山喷发破坏之后的研究，相似地提供着关于它被动、植物重新拓殖的过程的资料，和这些过程受生态系统逐渐出现和替代的影响方式的珍贵资料。

5. 隔离的夏威夷岛链提供了全部岛屿生命现象的许多事例。

扩充读物

Quammen D. *The Song of the Dodo-Island Biogeography in an Age of Extinction*. London: Pimlico/Random House, 1996.

Whittaker RJ. *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford: Oxford University Press, 1998.

参考文献

1 Censky EJ, Hodge K, Dudley J. Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature* 1998; 395: 556.

2 van der Pijl L. *Principles of Dispersal in Higher Plants*, 3rd edn. Berlin: Springer-Verlag, 1982.

3 Nogales M, Medina FM, Quilis V, González-Rodríguez M. Ecological and biogeographical implications of yellow-legged gulls (*Larus cachinnans* Pallas) as seed dispersers of *Rubia fruticosa* Ait. (Rubiaceae) in the Canary Islands. *J Biogeogr* 2001; 28: 1137-45.

4 Van Balgooy MMJ. Plant-geography of the Pacific as based on a census of phanerogam genera. *Blumea* 1971; Suppl. 6: 1-222.

5 MacArthur RH, Diamond JM, Karr J. Density compensation in island faunas. *Ecology*

1972; 53: 330-42.

6 Diamond JM. Historic extinctions: a Rosetta Stone for understanding prehistoric extinctions. In: Martin PS, Klein RG, eds. *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. Tucson, AZ: University of Arizona Press, 1984.

7 Lack D. Subspecies and sympatry in Darwin's finches. *Evolution* 1969; 23: 252-63.

8 Simberloff DS. Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic. *Am Naturalist* 1978; 112: 713-26.

9 Cronk QCB. Islands: stability, diversity, conservation. *Biodiversity Conserv* 1997; 6: 477-93.

10 MacArthur RH, Wilson EO. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1967.

11 Vuilleumier F. Insular biogeography in continental regions. I The Northern Andes of South America. *Am Naturalist* 1970; 104: 373-88.

12 Vuilleumier F. Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tessin, southern Switzerland. *Syst Zool* 1973; 22: 64-76.

13 Brown JH, Kodric-Brown A. Turnover rates in insular biogeography: an effect of migration on extinction. *Ecology* 1977; 58: 445-9.

14 Janzen DH. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *Am Naturalist* 1968; 102: 592-5.

15 Janzen DH. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am Naturalist* 1973; 107: 786-90.

16 Quammen D. *The Song of the Dodo-Island Biogeography in an Age of Extinction*. London: Pimlico/Random House, 1996.

17 Rosenzweig ML. *Species Diversity in Space and Time* Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.

18 Simberloff DS. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science* 1976; 194: 572-8.

19 Gilbert FS. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J Biogeogr* 1980; 7: 209-35.

20 Connor EF, McCoy ED. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am Naturalist* 1979; 113: 791-833.

21 Colwell RK, Winkler DW. A null model for null models. In: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB, eds. *Ecological Communities and the Evidence*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1984; 344-59.

22 Diamond JM. Avifaunal equilibria and species turnover on the Channel Islands of California. *Proc Natl Acad Sci USA* 1969; 64: 57-63.

23 Lynch JF, Johnson NK. Turnover and equilibria in insular avifaunas, with special reference to the California Channel Islands. *Condor* 1974; 76: 370-84.

24 Diamond JM. Comparison of faunal equilibrium turnover rates on a tropical island and a

temperate island. *Proc Natl Acad Sci USA* 1971; 68: 2742-45.

25 Terborgh J, Faåborg J. Turnover and ecological release in the avifauna of Mona Island, Puerto Rico. *Auk* 1973; 90: 759-9.

26 Simberloff DS. When is an island community in equilibrium? *Science* 1983; 220: 1275-7.

27 Solem GA. Island size and species diversity in Pacific island land snails. *Malacologia* 1973; 14: 397-400.

28 Simpson BB. Glacial migrations of plants: island biogeographical evidence. *Science* 1974; 185: 698-700.

29 Diamond JM. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proc Natl Acad Sci USA* 1982; 69: 3199-203.

30 Case TJ, Cody ML. Testing theories of island biogeography. *Am Scientist* 1987; 75: 402-11.

31 Schrader-Frechette KS, McCoy ED. *Method in Ecology: Strategies for Conservation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 1993.

32 Shafer CL. *Nature Reserves. Island Theory and Conservation Practice*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1990.

33 Newmark WD. A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in western North American parks. *Nature* 1987; 325: 430-2.

34 Hill JL, Curran PJ. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *J Biogeogr* 2003; 30: 1391-403.

35 Lomolina MV, Smith GA. Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. *Global Ecol Biogeogr* 2003; 12: 275-86.

36 Western D, Ssemakula S. The future of the savannah ecosystems: ecological islands or faunal enclaves? *S Afr J Ecol* 1981; 19: 7-19.

37 Gilbert F, Gonzalez A, Evans-Freke I. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proc R Soc London B* 1998; 265: 577-82.

38 Zimmerman BL, Bierregaard RO. Relevance of the Theory of Island Biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *J Biogeogr* 1986; 13: 133-43.

39 Burridge AA, Williams MR, Abbott I. Mammals of Australian islands: factors influencing species richness. *J Biogeogr* 1997; 24: 703-15.

40 Alcover JA, Sans A, Palmer M. The extent of extinctions of mammals on islands. *J Biogeogr* 1998; 25: 913-18.

41 Thornton I. *Ktakatau —The Destruction and Reassembly of an Island Ecosystem*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 1996.

42 Whittaker RJ, Bush MB, Asquith NM, Richards K. Ecological aspects of plant colonization of the Krakatau Islands. *Geo J* 1992; 28: 201-11.

43 Tagawa H, Suzuki E, Partomihardjo T, Suriadarma A. Vegetation and succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Vegetatio* 1985; 60: 131-45.

44 Whittaker RJ, Field R, Partomihardjo T. How to go extinct: lessons from the lost plants of Krakatau. *J Biogeogr* 2000; 27: 1049-64.

45 Ricklefs RE, Bermingham E. The concept of the taxon cycle in biogeography. *Global Ecol Biogeogr* 2002; 11: 353-61.

46 Fryer G, Iles TD. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1972.

47 Carlquist S. *Island Life*. New York: Natural History Press, 1965.

48 Case TJ. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 1978; 59: 1-18.

49 Carlquist S. *Hawaii, a Natural History*. New York: Natural History Press, 1970.

50 Wagner WL, Funk VA, eds. *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot-Spot Archipelago*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1995.

51 Keast A, Miller SE, eds. *The Origin and Evolution of Pacific Biotas. New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and Processes*. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996.

52 Carson HL, Clague DA. Geology and biogeography of the Hawaiian Islands. In: Wagner WL, Funk VA, eds, *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot-Spot Archipelago*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1995.

53 Stone BS. A review of the endemic genera of Hawaiian plants. *Bot Rev* 1967; 33: 216-59.

54 Carr GD *et al*. Adaptive radiation of the Hawaiian silversword alliance (Compositae-Madiinae): a comparison with Hawaiian picture-winged *Drosophila*. In: Giddings LY, Kaneshiro KY, Anderson WW, eds. *Genetics, Speciation and the Founder Principle*. New York: Oxford University Press1989; 79-95.

55 Raikow RJ. The origin and evolution of the Hawaiian honey-creepers (Drepanididae). *Living Bird* 1976; 15: 95-117.

56 Sibley CG, Ahlquist JE. The relationships of the Hawaiian honeycreepers (Drepaninini) as indicated by DNA-DNA hybridisation. *Auk* 1982; 99: 130-40.

57 Olson SL, James HF. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. Non-Passeriformes. *Ornithol Monogr* 1991; 45: 1-88.

58 James HF, Olson SL. Description of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part II. Passeriformes. *Ornithol Monogr* 1991; 46: 1-88.

59 Mielke HW. *Patterns of Life. Biogeography in a Changing World*. Boston and London: Unwin Hyman, 1989.

60 Mayr E. Die Vogelwelt Polynesians. *Mitt Zool Mus Berlin* 1933; 19: 306-23.

61 MacArthur RH, Wilson EO. An equilibrium theory of island biogeography. *Evolution* 1963; 17: 373-87.

62 Lomolino MV, Brown JH, Davis R. Island biogeography of montane forest mammals in

the American southwest. *Ecology* 1989; 70: 180-94.

63 Whittaker RJ, Jones SH, Partomihardjo T. The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: how disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity Conserv* 1997; 6: 1671-96.

64 Bush MB, Whittaker RJ. Krakatau: colonization patterns and hierarchies. *J Biogeogr* 1991; 18: 341-56.

65 Schmitt SF, Whittaker RJ. Disturbance and succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Symp Br Ecol Soc* 1998; 37: 515-48.

66 Pratt HD, Bruner PL, Berrett DG. *A Field Guide to the Birds of Hawaii and the Tropical Pacific*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1987.

已审阅
子居 11-02-25, 17:24

第 8 章　过去的生物

过去是一个外国，在那里他们行事不同。

The past is a foreign country; they do things differently there.

(The Go-between, by L. P. Hartley. Reproduced with permission of The Penguin Group [UK])

生态学途径已在第 3～5 章详细叙述了，试图通过这条途径解释比较小范围的分布格局是有趣的。但是，生物地理学者也想解释这个行星上的生物比较大的格局。我们能够鉴定出那些主要地区，在那里发现的动、植物类型使它们看来从根本上彼此不同吗？如果这样，那是怎样发生的呢？这就是生物地理学的历史途径分析的问题类型。

虽然有精确相同的地理分布格局的类群很少，但是有一些地带标志了许多类群的分布限制，这是因为这些地带是阻限地区，那里的环境对大多数生物是如此地不宜栖居，以至能够在那里生活的生物很少。对于陆生动物来说，任何一片海或洋都是一个阻限——对飞翔的动物例外，它们的分布比它们的陆栖亲属宽广，那是可以理解的。沙漠或高山存在的极端温度，也形成相似的（虽然不大有效的）动、植物扩散的阻限。

因此，海洋、山脉和大沙漠这三种类型的阻限，提供了世界各地生物的扩散格局的主要间断。海洋完全包围了澳大利亚。实际上海洋也将南、北美洲彼此隔离，并且把它们与其他主要大陆完全分隔开。海与北非和中东的广大沙漠有效地把非洲与欧亚相隔离。以喜马拉雅山作为它的南翼的西藏高原和位于北边的亚洲沙漠，相似地把印度和东南亚与亚洲其余部分隔开。

这些陆地区域的每一个以及它的动、植物区系能够扩散到的附近岛屿，因此是比较隔离的。人们发现动物区系（动物省或动物地理区）和植物区系（植物区）二者的分布格局，都大体反映这种地理阻限的格局，这是不足为奇的。在能够完全了解这些动物省和植物区的详细组成以前，首先了解今天的地理、气候和生物分布的格局是怎样形成的，那是必要的。从前面各章来看，不同区域的动物群和植物群之间的差别可能是由于许多因子，这点是清楚的。首先，任何生物新类群都将在一个特定的区域最先出现，而主要问题发生在它完全占据了那个区域之后。如果它能够穿越中间的海洋或者山脉阻限，或者能够适应在那里所遇到的不同气候条件，它才能扩散进入紧邻的区域。而即使它能够做到这样，那时它自身也许仍不能确立，因为那里业已被一个更好地适应那里的气候条件的竞争类群所占据。当然，气候或地理格局的变化能够引起生物分布格局的变化。例如，逐渐的气候变化影响着全世界，能够引起植物群和动物群逐渐向北或者向南迁移，因为它们会扩张进入新的有利区域，并且在气候不再适宜栖居的区域中死亡。相似地，如果不同区域之间的重要联系因新的阻限出现而中断，或者出现新的联系的话，那么这些区域之间物种迁移的可能性也会发生变化。

板 块 构 造

引起生物分布格局大而长期变化的最重要的因子，毋庸置疑地是地球构造的缓慢变动，以前叫作大陆漂移，但是现在称为板块构造。（这个理论的发展和支持它的证据在第 2 章第 25—29 页上叙述。）这不仅通过陆块分裂和合并，并且通过陆块移动穿过气候的纬度带，直接影响分布格局；同时由于新的大山、海洋或者陆地阻限使得大气和海洋环流偏斜，因此改变陆块上的气候格局，它也间接影响它们。大陆的移动是十分缓慢的（每年仅约 5～10 cm），因此引起的任何变化必定是极其逐渐的。最明显的变化将是由于大陆相对于地球两极或者相对于赤道的移动。这样的移动会造成不同的陆地区域处在寒冷的两极地区、凉爽湿润的温带地区、干燥的亚热带地区或者炎热潮湿的赤道地区。

大陆的真实边缘，不是以大陆的海岸线而是以大陆架的边缘为标志。在大陆架之间，深深的海洋分隔大陆板块。这些板块时常是整个在海平面以上的。在别的时间，比较浅的陆缘海覆盖着大陆的边缘（例如今天的北海），或者形成大陆内海（比如今天的哈得孙湾）。虽然这些浅海的范围在地质时间上有所变化（地质年表见图 8.1），但是它们必定形成了生物扩散的阻限，

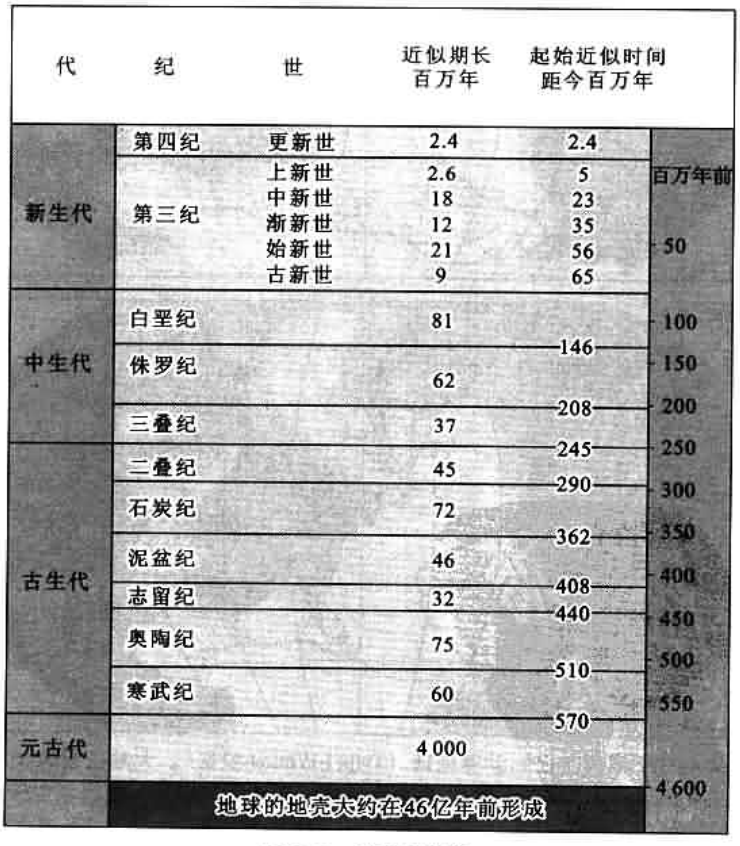


图 8.1　地质年代表

显示在图 8.2 和图 8.3 的古地理学的地图中。它们在侏罗纪和白垩纪特别地广大（图 8.3）。

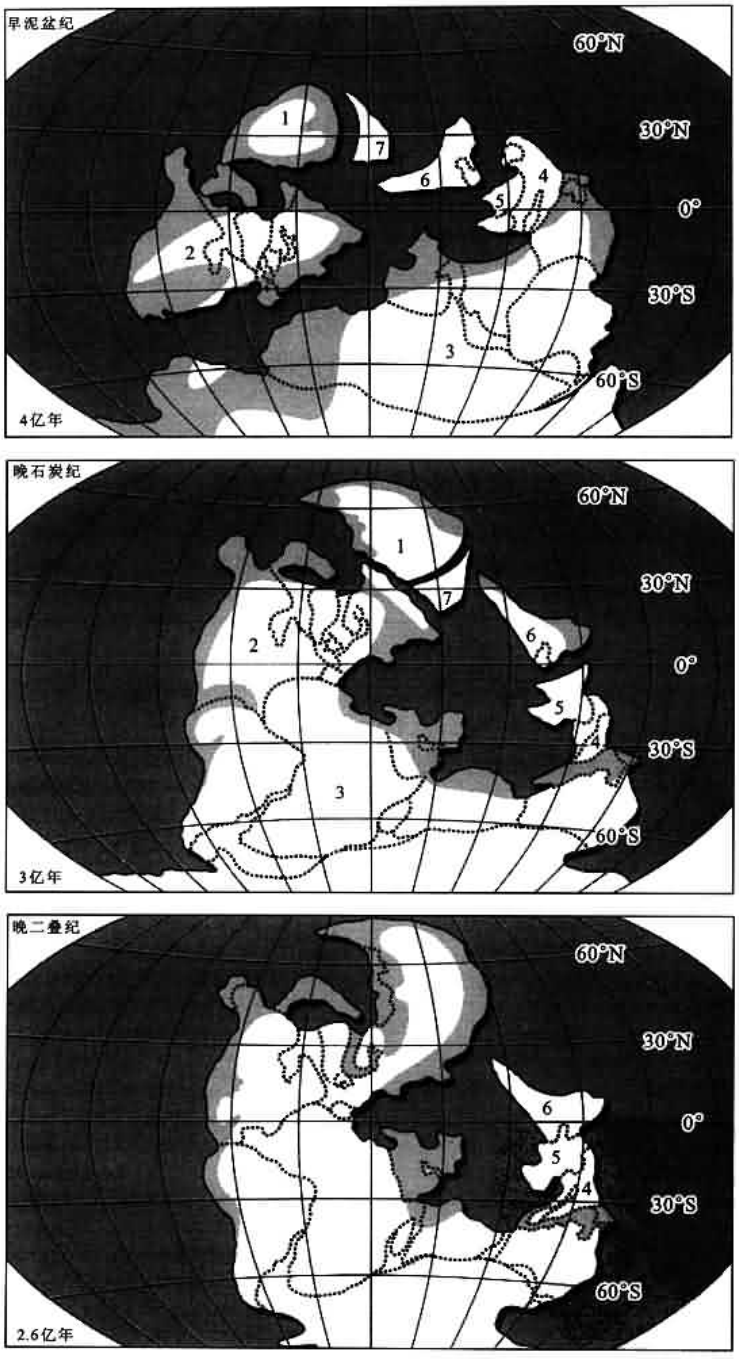


图 8.2 过去的 3 个不同时代的世界地理（Tripel-Winkel 投影）。大陆位置依剑桥古地图中心（Cambridge Paleomap Services）[43]。深色示海洋，浅色示陆缘海，虚线示今天的大陆海岸线。陆地区域外形依 Stanley[44]。1. 西伯利亚； 2. 欧美古陆； 3. 冈瓦纳大陆； 4. 东南亚； 5. 中国的华南地区； 6. 中国的华北地区； 7. 哈萨克斯坦。

漂移也以不大直接的其他方式影响大陆的气候。任何区域的气候都受它到海的距离控制。海洋是降雨的最终来源。巨大的超级大陆，比如今天的欧亚大陆或者过去的冈瓦纳大陆（见专栏 8.1），其陆块中央部分因此不可避免地是干燥的，而且这样的区域气候是季风气候（见第 123 页），经受温度的昼夜和季节的巨大变化。一个超级大陆崩解或者陆缘浅海扩张进入大陆内部，都会给这些地区带来比较潮湿、不太极端的气候。这些海的范围可能也至少部分地是板块构造活动的结果。在海洋扩张脊系统的整个长度和海侵在大陆上的范围之间，看来存在一种相关，因为脊是由高耸的水下山脉形成的，它们在长度上的任何增加都将减少洋盆容量，并且（因此）引起陆缘海侵占大陆。

大陆的分裂和移动也将通过改变海洋的水循环格局影响它们的气候。例如寒冷的本格拉海流沿非洲南部西侧而上，北大西洋顺时针流动的墨西哥湾暖流，和从北冰洋向南流入北大西洋的寒冷深水流（见第 124 页），全部由大陆现在的格局引起，并且也都影响相邻大陆的气候。过去的不同的大陆格局因此造成了海洋环流的不同格局和不同气候。

而且，气候的分布必定也受新山脉出现的影响，尤其如果它们升起在盛行的运送湿气的风的通道上的话，因为在山的背风面将成为荒漠。能在今天的安第斯山区见到这样的荒漠，在阿根廷南部的山脉东侧和从阿根廷北部到秘鲁沿海岸的西侧——在这两个区域风在相反方向上吹。中亚因远离海洋缺少降落成雨的海洋风，也形成一个巨大的沙漠区域，包括蒙古国的戈壁沙漠的干旱不毛之地。

过去地理学的证据

由海底扩张的过程造成洋底的年代分带的简单格局，提供了到侏罗纪中期的过去 1.8 亿年大陆的位置的证据。通过在地图上消除任何比举例来说白垩纪末年轻的洋底，能够把大陆回归到它们那个时间的位置。然而，所有比 1.8 亿年古老的洋底都已消失，而那个时间以前的大陆位置因此需要从不同的证据线索——古地磁现象（见第 26－27 页）推演。大陆联合的旧时格局也能从匹配岩石类型或岩石年代的顺序推演，并且从标志它们碰撞的山脉隆升年代的测年推演。

但是，过去地理学的证据并不仅仅来自物理地质学，因为古生物地理学总是起着重要作用，而且在韦格纳原来的大陆漂移理论的形成上是特别重要的。不过，地球物理学提供资料的详细程度，现在整体上大于古生物地理学证据的详细程度，因此这种生物学证据往往只有证实的作用。通过确定陆块分裂或联合的时间，地球物理学资料也鉴定了适合在其中分析古生物地理的地理学和时间单位[1]。直到那时，这样的分析往往意义不大，因为它们经常在不合适的格局中组合在其中发生主要的地理变化的时间单位或者地理区域。

今天我们能够看到，石炭纪—二叠纪的植物分布格局和白垩纪的动物分布格局，反映当大陆被放在地理学资料提示的位置并且加上浅海轮廓（见下）时所显现的地理学。海洋动物群化石提供了关于扩大的海洋两侧的动物省发展的证据（见第 316 页）。有花植物叶的化石形状如同植物本身的类型所表明的那样（见下），指出了它们生长的区域的气候系统，并且它们的花粉也提供冰川时代气候变化的信息（见第 10 章）。

古生物地理学虽然因此往往起从属的作用，但是它的资料提供的证据比地球物理学记录更直接更详细的情况也是有的。例如，巴拿马地峡两侧的海洋动物群化石（见第316页）和南、北美洲的哺乳动物化石（见第232—234页），提供了关于那两个大陆最后联系的年代的证据，比来自哪个区域的任何地球物理资料都清楚和可靠。因为海底扩张并不提供关于陆缘海存在和扩大的资料，古生物地理学也提供关于这些海把陆地的区域再分的时间的关键证据。

概念专栏 8.1 变化着的大陆格局

晚古生代和中生代地理的一个主要特征是我们叫做冈瓦纳的巨大超级大陆（图8.2）。人们早已了解这个超级大陆包括了后来成为南美洲、非洲、南极洲、大洋洲和印度的陆块。亚洲，如同我们今天知道的那样，那时还不存在。亚洲是许多陆地犬牙交错组成的巨大拼图，陆地有两个主要陆块（西伯利亚和哈萨克斯坦），在4亿年和2亿年前之间逐渐会合，而后来许多比较小的碎片（包括中国的华北、华南、西藏，以及印度支那和东南亚），从冈瓦纳的北部边缘分裂出来，往北移动加入。

到志留纪，4.35亿至4.10亿年前，那时最先出现复杂的陆地生物，北美洲和欧洲北部形成了第二个大的陆块，欧美古陆。从晚石炭纪到早二叠纪，3亿到2.7亿年前，它与冈瓦纳、西伯利亚、哈萨克斯坦和西藏联结，而印度支那和中国南北两部分，在2.6亿年前晚二叠纪时加入这个巨大陆块，形成单一的世界大陆，我们叫它联合古陆。在整个这一时期，冈瓦纳逐渐移动着，越过南极。

然而，在联合古陆开始分裂开前不久，冈瓦纳与比较北边的陆块分开，它包括北美洲与欧亚，称为劳亚古陆。当冈瓦纳开始破裂成分开的大陆时，陆缘浅海深入劳亚古陆，这些过程都开始于侏罗纪，并且在整个白垩纪继续（图8.3）。在晚白垩纪，欧洲和亚洲仍旧被一个称为鄂毕海的海分开。陆中海道把北美洲分成东、西两个陆地区域。西部区域通过阿拉斯加和西伯利亚与亚洲相连，形成单一的“亚美古陆”陆块，而东部区域通过格陵兰与欧洲相连，形成“欧美古陆”单个陆块。南美洲最终在中白垩纪与非洲分离开来。印度在侏罗纪与冈瓦纳其余部分分离。

直到早新生代，世界地理才开始与今天的相似。在始新世，澳大利亚最终与南极洲分开，而印度开始与亚洲连接。在大约相同时间，欧洲与格陵兰分开，而鄂毕海的干涸最后把欧洲连接到亚洲。虽然非洲大陆与欧亚长久近在一起，但是浅海直到中新世还分隔它们的陆地区域。南、北美洲的最后联系直到大约300万年前的晚上新世才形成。

移动中大陆的早期陆地生物

对大陆移动和对大陆破碎或联合的不同事件的时间确定，现在我们已了解得相当详细，而化石生物的分布与变化着的陆地格局相关非常良好。

有足够证据分清生物格局的最早时间是早泥盆纪，3.8亿年前（图8.2），那时在位于北方的西伯利亚古陆、位于赤道的欧美古陆和冈瓦纳的东部地区，都能够区分不同的植物群和鱼类动物群[2,3]。早期的两栖类，在欧美古陆和澳大利亚两者靠近赤道的位置找到[4,5]，那里的气候有利于植物和无脊椎动物两者的生长繁盛，而最早期的陆地脊椎动物以它们为食。化石记录提示，所有早期两栖动物和爬行动物类群，都大体限制在一个温暖潮湿的热带的狭隘地带，以干燥的亚热带为边缘，直到晚二叠纪[6]。

在泥盆纪开始了陆地植物的大扩张，这本身很可能对世界气候有一种影响。今天，有植被存在的陆地表面减少它的反照率（或反射率）约10%～15%，而植物能重新循环大量降雨（在亚马孙河流域高达50%）。理论提示，植物的光合作用活动降低了大气的二氧化碳含量，并且这个过程的发生既有植物学证据[7]，也有地质学证据[8]。这会导致“冰室”效应（由二氧化碳增加造成较高温度的“温室”效应的反面）。世界植被的这种巨大集结可能是下一步全球变冷重大事件的原因。

这种变冷在石炭纪中期开始，并且使南极周围出现冰盖，与今天的南极洲的冰盖相似。整个这一时期，冈瓦纳整体顺时针方向旋转，并向欧美古陆移动，而最后与它碰撞（见图8.2）。随着冈瓦纳移动越过南极，冰川区域在它的表面移动。虽然整个南极区域必定是冰冷的，但实际产生冰川的比例大概依极点位置本身而异。当这靠近超级大陆的边缘时，邻近的海洋提供足够的湿度产生大量降雪，会形成广大的大陆冰盖。但是当极点远离海洋深处内陆时，内陆区域虽然寒冷，但不可能大量产生冰川。

这种极地冰川引起石炭纪植物群或纬度范围朝向赤道收缩。在赤道地区有一种巨大的沼泽热带雨林，颇像今天的亚马孙河流域的雨林。雨林跨越欧美古陆，并受到来自温暖的、向西的赤道洋流的雨水供给，洋流冲刷欧美古陆的东岸。令人惊奇的是，在此时间沉积的不同类型的岩石的分布，没有显示出在巨大的超级大陆内部存在季风干燥环境的痕迹（可能有巨大的内陆湖泊存在，它将改变气候），而且气候格局基本上是纬向的[9]。在赤道潮湿带的南面是一个亚热带荒漠，延伸到南美洲北部和非洲北部，跨过它是南极冰川周围的寒冷陆地。另一个荒漠地带覆盖北美洲北部和欧洲东北部，但是西伯利亚（仍然是分开的一个岛屿大陆）位于更靠北方的比较潮湿的地带。

休眠芽和周年生长轮在赤道成煤沼泽植物群的化石遗存中不存在，表明它生长在一种无变化无季节的气候里。植物群由大乔木占优势，属于几个十分不同的类群。鳞木属（*Lepidodendron*）高40 m（130英尺）和封印木属（*Sigillaria*）高30 m，是巨型的石松［与现生细小的石松属（*Lycopodium*）亲缘］。同等高的苛得狄属（*Cordaites*）是演化出针叶树的那个类群的成员，芦木属（*Calamites*）高达15 m，是一种楔叶类植物，现生的木贼属（*Equisetum*）的亲属。树蕨类比如斑干蕨属（*Psaronius*）能长到12 m高，而种子蕨类比如筋蕨属（*Neuropteris*）是生活在所有这些巨大乔木的基部周围的最普通的较小植物。在美国东部和不列颠与中欧的许多个部分，有这种沼泽森林覆盖的陆地逐渐下沉。随着它下沉形成的盆地开始被这些古乔木的遗体沉积充填，经过上覆沉积物的紧压，再经干燥和硬化，植物遗体转化成煤。

远在赤道成煤沼泽植物群的南边，增长中的南极冰盖周围的陆地产生了一个不同的植物群，那里缺少许多北方的乔木，蕨类和种子蕨都比较少。它被称为舌叶蕨植物群

(*Glossopteris* flora)，名称源于只生长在这个遥远南部地区的一个木质灌木属（见图 2.3）。令人惊奇的是，这个植物群发现在到那时的南极点 5°之近的一个地区，那必定不仅寒冷，而且冬季白天很短。来自这些地区的植物季节生长轮十分明显，因此不足为奇，虽然它们的大小在这样高的纬度是大得意外的。

在石炭纪让渡给二叠纪后，欧美古陆南部的成煤沼泽消失了，而它们在的地方到晚二叠纪是荒漠了。这部分是因为这些地区向北移动，离开了赤道，而部分因为北非和北美洲的东部的山脉扩展了，上升得更高，阻挡了从位于东方的海洋吹来的湿风（见图 8.2）。

可以区分 4 个不同的二叠纪植物群[10]。温带“安加拉”（Angara）植物群，位于北亚热带荒漠的北面，具有似苛得狄属的松柏类，也有草本的石松类植物、蕨类和种子蕨。植物群往东部海岸最丰富，而往比较寒冷的西伯利亚北部则变得不大多样。第二个植物群是丰富的、多种多样的、常年潮湿的热带“华夏”（Cathaysian）雨林植物群，有楔叶类和鳞木属乔木、巨蕨属（*Gigantopteris*）藤本植物和许多类型的种子蕨。在这个植物群中，针叶树和苛得狄属是罕见的，它们见于欧美古陆的东缘和来自冈瓦纳穿越热带海洋向亚洲移动的陆块上。欧美古陆的其余部分产生一个季节性的热带植物群。最后，冈瓦纳植物群，继承自早期的晚石炭纪舌叶蕨植物群，占据了那整个巨大的超级大陆。它几乎肯定地依照那个巨大地区的不同部分的不同气候，分成次级植物群，但是至今我们知道得太少，还不能识别它们。

二叠纪时世界的地理、气候和生物地理变化很多。陆地脊椎动物能够从欧美古陆进入冈瓦纳，或许因为赤道带变得狭窄和亚热带扩大了，而极地冰帽消失了，因此比较温暖的环境向两极扩张。许多新的陆生脊椎动物进化出来，并且扩散到全世界，而许多原始的赤道动物类群则变得绝灭[6]。仅仅在晚二叠纪西伯利亚和中国陆块连接到世界超级大陆以后，陆生脊椎动物到达那里。

在晚二叠纪，如同在晚石炭纪那样，缺乏在超级大陆的中纬度地区存在中央干旱区域的证据。事实上，丰富的晚二叠纪爬行动物群化石已在南美洲南部和非洲等地区发现，按照气候模拟实验，那里有 40～50℃的温度年变化——相似于今天中亚的气候，对爬行动物不很相宜[11]。然而，许多内陆河流注入大湖，它们的水体对气候有变冷和稳定的作用。

一统世界——一瞬之间

不同的大陆碎片连接形成联合古陆，也改变了世界的气候，一般在三叠纪时逐渐比较温暖和干燥起来。以前分隔大陆的海洋消失和巨大的超级大陆形成，留下了现在远离海洋及其湿风的一大片陆地。此外，仍然标志了欧美古陆、西伯利亚和中国相互碰撞的地区的新山脉高耸，提供了它们的动物群和植物群散布的物理和气候阻限。总之，上述二叠纪植物群发生历时变化是可能的。然而，这些阻限使任何这样的变化更可能在各个区域独立发生，而不是这些植物群逐渐混成一体。还存在一种普遍的进化变化，其中比较老的类型诸如属于石松类、舌叶蕨类和芦木属（*Calamites*）的乔木消失了，它们或者被现存类型的乔木诸如开通花类和银杏类的辐射取代，或者被新类群诸如苏铁类和本内苏铁类取代。一种新类型蕨类紫箕类也出现了。直至三叠纪末才完成了这一植物群的变化。同时在植物群内也有变化，这种

变化在冈瓦纳植物群中最清楚地见到，在早三叠纪，那里的舌叶蕨被种子蕨叉叶蕨属（*Dicroidium*）所取代。

在侏罗纪和早白垩纪，植物群逐渐变得比较彼此相似，趋向现代格局，其中有由气候支配的逐渐的纬向变化。这些可以被看做从低纬度往高纬度移动时不同类群优势上的变化格局。例如，在侏罗纪和早白垩纪，在北方陆块劳亚古陆可以区分两个植物省（图 8.3）[12]。北劳亚省（或西伯利亚－加拿大省）有适中、温暖的季节性气候，植物的多样性比较低，落叶植物比如松柏类比较多；而南劳亚（或印度－欧洲）亚热带省不显示这些特征。南美洲和非洲的大部分处在北冈瓦纳的热带，而南冈瓦纳植物省的气候范围必定是从亚热带到温带的。

南、北劳亚植物省在亚洲的界线，在晚侏罗纪和早白垩纪之间向北移动了。这似乎是由气候变化引起的，亚洲的南部越来越炎热和干燥起来。这种变化时常被当作全球温度普遍增加的证据。然而，对此别处再无证据，并且它似乎相反地只是反映了比较局部的现象，或许与邻近南亚的洋流的温度变化并继而与这个区域的降雨有关。这些亚洲的中生代植物群扩展到南、北（约 70°的）高纬度，延伸到虽然分明温暖但必定季节性白昼很短的区域[13]。

现在要概述联合古陆的陆生脊椎动物（两栖类和爬行类）的生物地理的历史，人们必须回溯到二叠纪和三叠纪。到二叠纪中期，这些动物看来很有能力在不同气候的地区间扩散，而联合古陆很快就含有相同的动物群，而不同动物区的迹象不多[14]。三叠纪时这个世界范围的动物群发生了巨大变化[15]。二叠纪动物群主要由似哺乳类的爬行动物和其他古老类型的爬行动

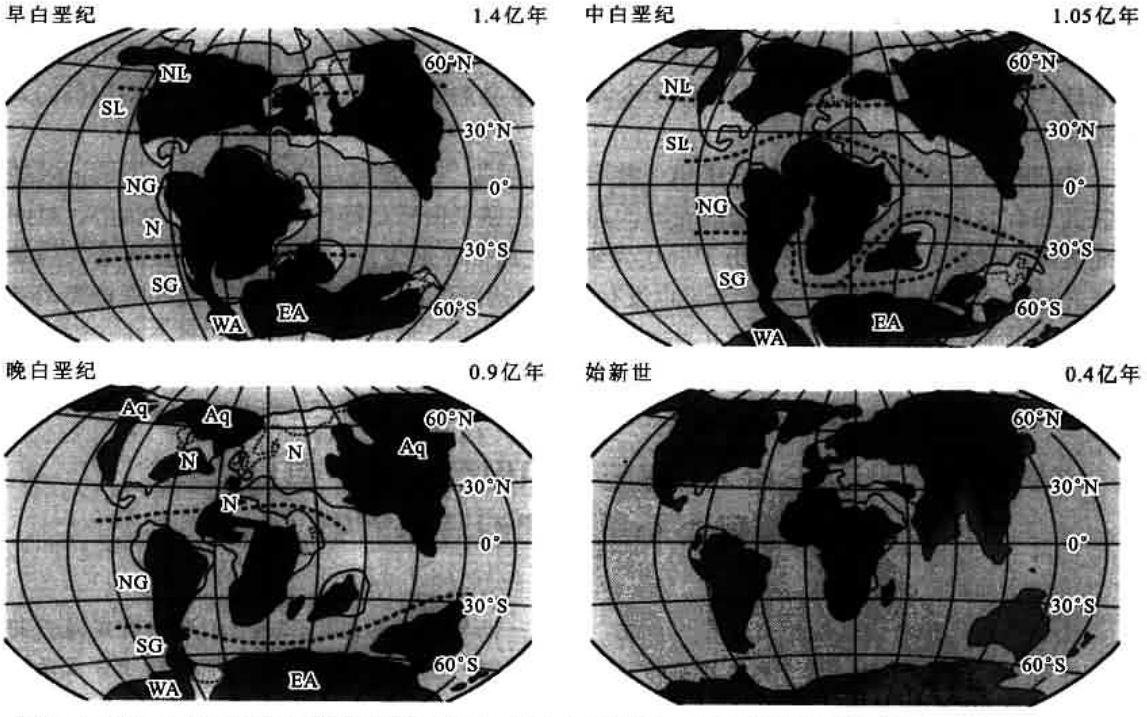


图 8.3　过去 4 个不同阶段的世界地理（Tripel-Winkel 投影）。大陆位置依剑桥古地图中心（Cambridge Paleomap Services）[43]。陆缘海的轮廓依 Smith *et al.*[45]。虚线表示现代的海岸线。植物省依 Vakhrameev[46]。Aq，鹰粉属（*Aquilapollenites*）；EA，东南极洲省；N，正型粉类（Normapolles）；NG，北冈瓦纳省；NL，北劳亚省；SG，南冈瓦纳省；SL，南劳亚省；WA，西南极洲省。

物组成。它们在早、中三叠纪时消失了，并且开头被名为初龙类的爬行动物的辐射所取代。初龙类又很快（在晚三叠纪）被它们自己的后裔恐龙类取代。恐龙终于在整个侏罗纪和白垩纪占优势，而在此期间联合古陆分裂成分离的大陆，所以恐龙的不同类群的分布依照各自出现的时间而不同[16,17]。在三叠纪或早侏罗纪，最早进化的恐龙能够扩散遍及整个尚未分裂的联合古陆，例如食肉的角龙和跃龙与巨大的、四足（行走的）食草的雷龙。随着早期的主要恐龙类群逐步多样化成比较特化的、后来出现的亚类群，这些亚类群的分布转而反映了它们可利用的、比较局限的区域。在早白垩纪进化的大多数恐龙（鸵鸟龙、隆头恐龙（dome-headed dinosaurs），迅龙（dromaeosaurs）、原始鸭嘴龙和更大的食肉的霸王龙），散布到整个北半球，那时它仍未被水道分开（图 8.3），但是不能够达到那时已分开了的冈瓦纳。结果，比较老的类群，比如角龙、跃龙和雷龙，在劳亚古陆被这些新的类群所取代，但是大多在南边冈瓦纳生存下来。

最后，在晚白垩纪进化的类群的分布，相似地反映了它们可用的、更有限的地理。例如，犀牛状的、食草的角龙目恐龙的祖先晚白垩纪时在亚洲进化了，当时那个区域是隔离的（见图 8.3）。后来，当亚洲开始与北美洲连接，该类群扩散到那个大陆，在那里到白垩纪末进化出了更进步的角龙。然而，这些角龙并没有扩散回到亚洲，这提示到了那时一个海洋阻限已经分隔了两个大陆。

在晚白垩纪，已知蜥脚类和更进步的鸭嘴龙都来自南美洲。如同我们将在下一章看到那样（见图 9.12），在晚白垩纪，南、北美洲之间看来有许多岛屿，而这些岛屿必定为两个大陆之间的生物交流提供了一条孔道路线。虽然交流也包括一些哺乳动物，如同我们在下文中将看到的那样，但这种连接不可能是一种相似于今天的巴拿马地峡的完全连接，因为没有动物群的大规模交流。

早期哺乳动物的生物地理历史提出一些有趣的问题[19]。如同专栏 8.2 指出，最早记录的有袋类和有胎盘类都来自早白垩纪的亚洲，真兽类在整个白垩纪都在欧亚古陆上占优势。然而在北美洲，有袋类在晚白垩纪经历了一次大辐射，那个时期大部分时间真兽类在那个大陆缺失，并且直到白垩纪的最后 1000 万年也没有在那里达到可观的多样化。有袋类和真兽类两者都是从南美洲的晚白垩纪知道的，并且也扩散到西南极洲，那里在那个时间仍然与南美洲连接（图 9.1）[20]。

方法论专栏 8.2 怎样评价化石记录：有袋类和有胎盘类哺乳动物的早期历史

最早、最原始的哺乳动物出现在三叠纪，在第一批恐龙后不久，但是它们几乎肯定是产卵的，如同今天活着的单孔类（澳大利亚的鸭嘴兽和针鼹）所做的那样。现代哺乳动物分成两大类群，有袋类和有胎盘类（图 8.4）。有袋类幼仔在很早阶段离开母体子宫，然后在母亲的育儿袋里完成发育，而有胎盘类整个胚胎发育时期都在子宫里进行。虽然有胎盘类扩散到除澳大利亚之外的世界所有部分（见下），但是有袋类仅仅生存在南半球。不幸的是，我们对这两个类群的分布格局的了解，受到对一些关键的板块构造事件的发生时间和一些早期动物群的组成

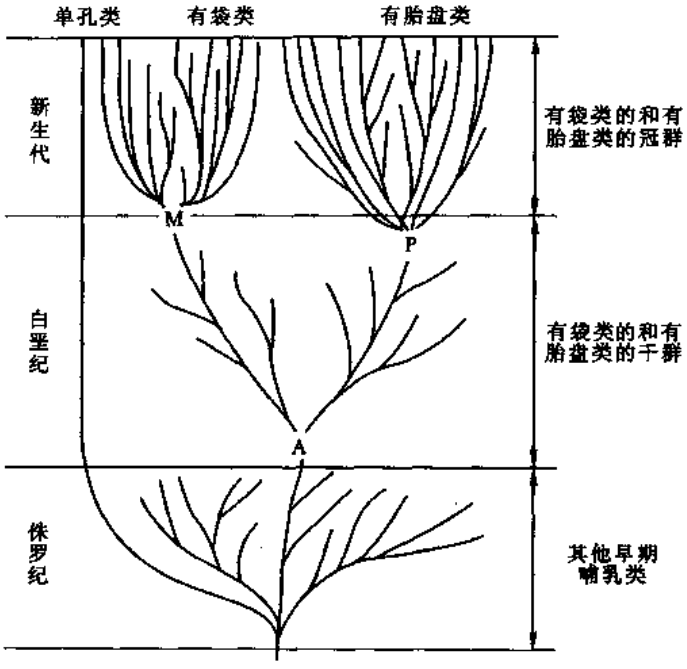


图 8.4 哺乳动物的进化历史，解释见专栏 8.2。

的知识不全的妨碍。

当然，两个类群的历史只能根据它们的化石记录得出，因此在这一点上有必要强调从一个特殊时间存在的一种特殊化石能推演什么和不能推演什么。例如，要获得有胎盘类的历史，当我们从早新生代回溯到晚白垩纪，我们能够在化石记录上看到它们的多样性逐渐消逝（图 8.5）。这提示它们的最近的共同祖先（图 8.4 中的 P）生活在晚白垩纪。共同祖先和它的后裔被称为“冠群”。我们能够确定，这个共同祖先有我们在全部活着的有胎盘类的目中见到的全部特征，否则这些特征就得在各条世系上独立进化。这些特征包括了我们在有胎盘类的化石记录上无法检测的生理特征，和我们能够在化石上鉴定的它们的骨骼和牙齿的细微特征。

现代类群的胚胎学表明，有胎盘类的发育方法进化自有袋类的方法。因此，我们不能确定，不属于有胎盘类“冠群”的任何化石哺乳动物都有有胎盘类的繁殖方法，因为这当然在化石记录上没有任何痕迹，它们可能代之以仍然有有袋类的繁殖方法。

有袋类的最近共同祖先，在图 8.4 中示为 M。时间上比这些共同祖先的每个都早的生物位于它的“干群”上。有胎盘类的干群，举例来说，有了有胎盘类的许多表征，但是我们还不能确定具体是哪一个，因为所有这些是不可能同时进化的。代之，这些特征会作为个别的性状或者性状复合体进化了上百万年。

有袋类和有胎盘类的干群的进化历史，在时间上向后会聚到所有现代哺乳动物的共同祖先（图 8.4 的 A），我们能够从比如它的齿式那样的特征来鉴定它，但是它必定也有有袋类的发育方法。这种动物必定生活在 1.25 亿年前，因为那个时期的早白垩纪岩石中含有已知最早的有

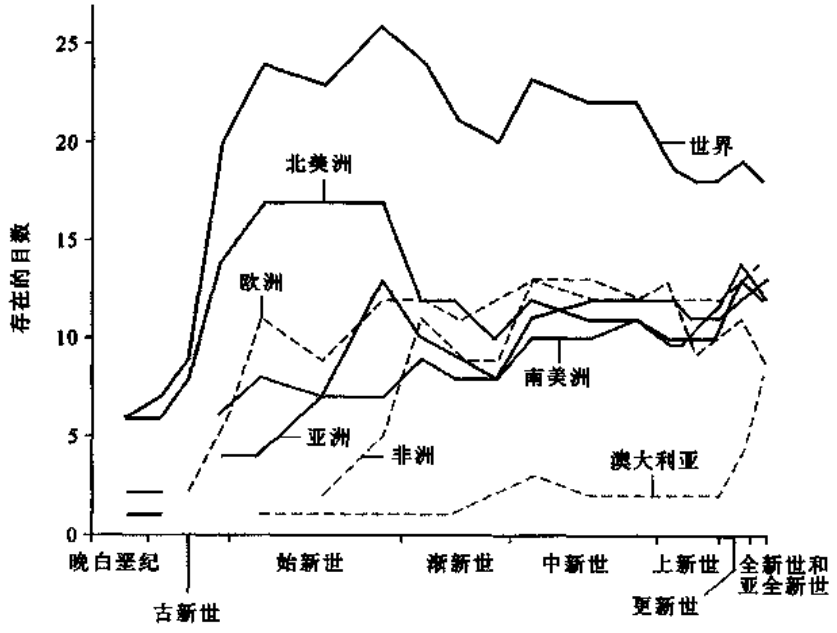


图 8.5 整个世界和各个大陆的哺乳动物目数的历时变化图（依 Lillegraven [47]，经 International Association for Plant Taxonomy 许可复制）

袋类中华子宫兽（*Sinodelphys*）和已知最早的有胎盘类始良母兽（*Eomaia*）[18]。虽然也知道了其他化石哺乳动物，它们生活在侏罗纪或者白垩纪，但是它们大概是产卵的，像它们的现代澳大利亚后裔鸭嘴兽和针鼹。分子研究提示，这两种现代哺乳动物的祖先从有袋类和有胎盘类的世系趋异，在 1.86 到 1.63 亿年前的早侏罗纪。

当然，化石记录是不完整的，因此即使一个类群的化石在一个特殊的地方和时间段没有找到，但仍有可能它们事实上就在那里生活，只是由于机遇，它们的化石还没有找到——除非那里化石记录是如此丰富并且良好地采样了，但这又是不可能的。化石记录正在逐步变得越来越被了解，并且逐渐提供着一幅越来越一致，可以了解关于世界动植物的进化、多样化和扩散的图画。

我们对澳大利亚的哺乳动物的历史的了解，受它的陆生化石中几乎完全缺乏早第三纪沉积物这一事实的妨碍。我们只知道，从渐新世往上，澳大利亚有丰富的多种多样的有袋类的记录，但是没有有胎盘类的痕迹。因为在世界的其他部分，只要在这两个类群竞争的时候，一般成功的都是有胎盘类，而不是有袋类。大多数生物地理学者都倾向于认为，澳大利亚在晚第三纪不存在有胎盘类，是因为它们从未达到那个大陆。如果这样，在从西南极洲到澳大利亚的路途上，必定有某种阻限。甚至在中始新世比较温暖的气候下，该旅途也必定经过环境是凉爽的纬度，那里的冬季有长达几个月的黑暗。但是不论什么气候，有袋类到澳大利亚的旅行成功，是在更寒冷的气候和晚始新世出现在南美洲、南极洲和澳大利亚之间的海道使旅途成为不可能之前。为什么有胎盘类没有伴同它们，原因至今仍然是一个谜。

到5500万年前的始新世时，在欧洲已知有胎盘类13个科和有袋类1个科，而这两个类群也都在非洲出现。直到最近都认为，非洲的有胎盘类是从欧洲扩散到那里的。然而，不同的有胎盘类目之间的相互关系的分子研究，提出了一种不同的可能性[21]。这些研究提出两条十分新颖的结论：第一，非洲全部最早的各种有胎盘类（见第9章第220页）是彼此近缘的，形成一个单独的大类群，已被称为“非洲兽”（Afrotheria）。第二，这个类群看来是同南美洲的贫齿目有胎盘类近缘。如果这样，所有南半球的有胎盘类的祖先必定在南美洲存在过，并且越过扩大中的南大西洋散布到非洲，这或许在晚白垩纪，即8500万年前。这也将解释南美洲食蚁兽令人奇怪地存在于德国始新世岩石中。（如同我们将看到那样（见第231页），近到3000万年前存在这样的证据，那个时候南大西洋必定是更加宽广了。）这转而又提示，从非洲知道的始新世有袋类可能是一个世系的后裔，该世系在横越大西洋的旅程中伴同这些南美洲的有胎盘类，而不是后来从欧洲散布来。最后分子研究也提出，其余的北半球“劳亚兽”有胎盘类在早白垩纪从冈瓦纳的原种分裂。有袋类后来既在北半球也在非洲变得绝灭了。

在白垩纪，有袋类和有胎盘类都没有能到达印度和马达加斯加，因为那两个区域仍然连接在一起，它们在1.3亿年前的侏罗纪与冈瓦纳的其余部分分开，并且继续向北漂移了。1.2亿年前，它们相互分开了，留下马达加斯加在现今的位置，印度单独继续往北，并且与亚洲碰撞，这大约在4500万年前。有胎盘类的4个科自非洲穿越到马达加斯加，在6600万年前和1800万年前之间。但是印度在连接亚洲之后其哺乳动物的早期历史知之不多。

有花植物的兴起

原始的被子植物最早知道的是在早白垩纪，1.3亿年前（图8.6），在劳亚古陆南部和冈瓦纳大陆的北部的热带地区。许多现代被子植物科在北半球到9500万年前在早/晚白垩纪交界时是可识别的，因此有花植物的分化似乎是相当迅速的。虽然我们关于它们早期分布的知识严重地依赖来自北半球的低地的记录，但是分布格局始终提示，它们最先在低纬度多样化和占优势起来，从赤道直到20°[22-24]。最早的被子植物可能是在现代受侵蚀和沉积干扰的区域早期演替的草本或者灌木，仅仅后来才在生态上多样化，并占据溪边和水生生境、森林下层林木和早期演替的植丛[25]。甚至在白垩纪末，虽然被子植物占了低纬度植物群的60%～80%，但是它们只占高纬度植物群的30%～50%。被子植物的兴起伴随苔藓类、石松、木贼、蕨类和苏铁数量和种类的相应减少，但是松柏类的总体多样性没有多少变化（图8.7）。了解有花植物的散布比了解哺乳动物的散布存在的问题少，因为有花植物的散布开始较早，在超级大陆的破裂前已进行了很久。

更进步的被子植物最先出现在中白垩纪南美洲和非洲的热带地区，它们由此遍布一个在南、北两半球都存在广阔的纬向植物群的世界（见图8.3）[26]。在北半球有一个潮湿的温带北劳亚植物群，由特有的松科针叶树和其他针叶树占优势，还有一些蕨类，而一个与之颇为相似的南劳亚植物群，有更多蕨类和不同的针叶树。在晚白垩纪（见图8.3），北美洲比较温暖的东南部和其后组成欧洲南部的分散岛屿，以存在属于一个称为“正型粉类”（Normapolles）的类群的被子植物孢粉为表征。这个类型的孢粉，可能与后来扩散到非洲并从那里到印度的有花

植物的金缕梅科类群（比如丛枝榛）有关。还有一个属于不同类群的孢粉，称为鹰粉属（*Aquilapollenites*）在北半球其余部分到处发现。

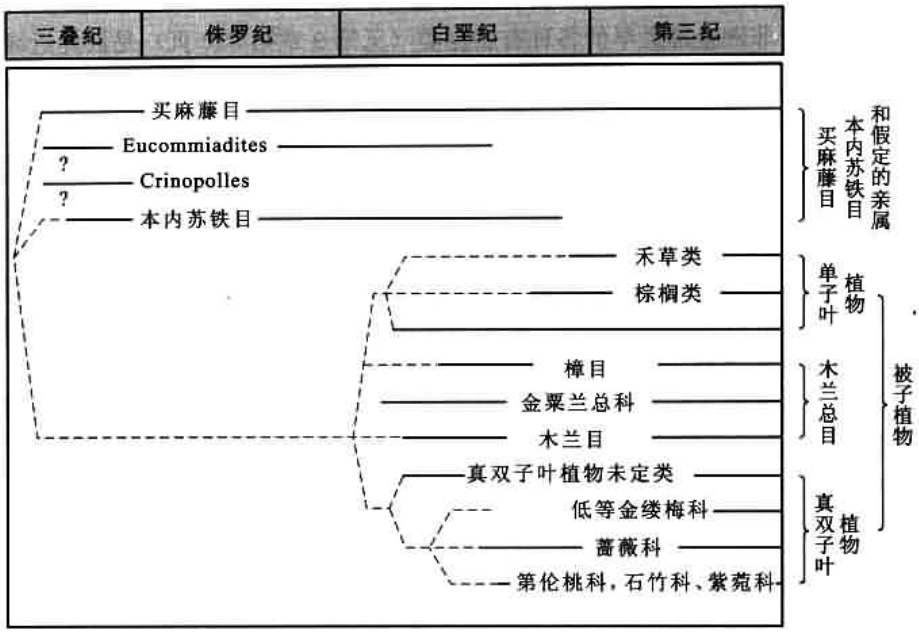


图 8.6 简化的种系发生树，表示最早的可鉴定的有花植物类群和它们的可能祖先的历时分布。（依 Crane *et al.*[48]，经许可重印自 *Nature*. 1995 Macmillan Magazines Limited 版权）

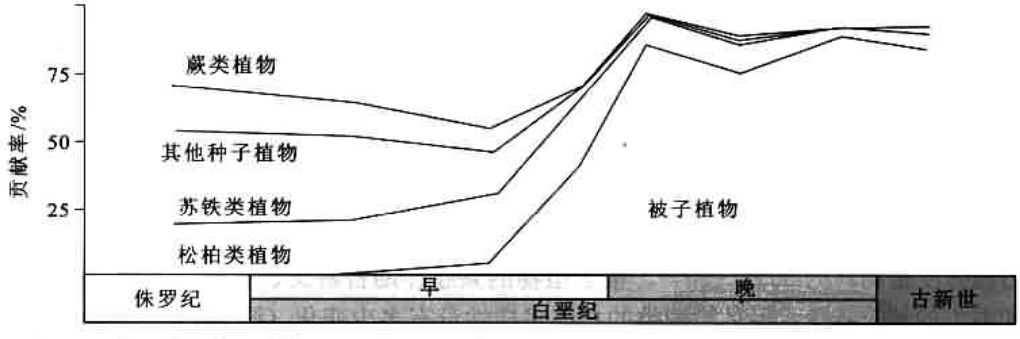


图 8.7 主要植物类群对侏罗纪、白垩纪和古新世植物群的百分贡献率。蕨类植物包括蕨类和石松类。苏铁类植物包括苏铁类、本内苏铁类和羽状叶种子蕨类。（依 Crane & Lidgard[23]，1989 AAAS 版权）

南半球也含有两个不同的植物群，但是两者是按纬度排列的。热带北冈瓦纳植物群，它先前包括许多苏铁类和麻黄类和很少蕨类，现在包含今天见于一些棕榈类植物中的多种花粉。到始新世，热带南美洲和西非的植物群随着两个大陆进一步移动分开而逐渐变得更加不同。在比较潮湿的冈瓦纳南部地区，进化了一个独特的被子植物群，主要包括常绿乔木（比如南山毛榉属 *Nothofagus*）和多种灌木和草本，它们和现存的罗汉松类和南洋杉类松柏类植物和蕨类生

活在一起。整个植物群很像今天新西兰的植物区系，并且覆盖了南美洲的南部，加上南极洲、澳大利亚和新西兰。然而这点不是从南部非洲得以了解，因为那时它与冈瓦纳的其余部分由一片广阔的海洋隔开了。

晚白垩纪和新生代的地理、洋流和气候变化

中生代的世界气候与今天是非常不同的。白垩纪海洋浮游生物的化石壳组成的氧同位素测定（见第 243 页），表明到这些海洋深水中部的温度比今天的高 1.5℃。在陆地上，植物、恐龙和早期哺乳动物在高纬度存在，以及它们通过高纬度的路线诸如白令地区和南极洲扩散，都支持这些观察。但是从中白垩纪向前地球的气候以两种方式变化：它变冷起来，从一个普遍温暖的世界变成有极地冰盖的世界；同时它也变得更加季节性。若干不同的因子引起这些变化，而我们现在逐渐了解，它们怎样结合产生我们的分析所揭示的变化[27]。

随着老冈瓦纳大陆剩余部分的逐步破裂戏剧性地改变了世界的地理，我们可以从中明显看出所有这些变化（图 8.8）。在晚白垩纪世界范围的海洋水循环是由一股暖流支配的，这股暖流通过世界的热带和北亚热带，从太平洋并且沿欧亚和北美洲的南缘向西奔流。由于非洲和印度向北移动与欧亚相遇，这股洋流的路径逐渐变窄并最终到早始新世时闭合。从那时起，洋流

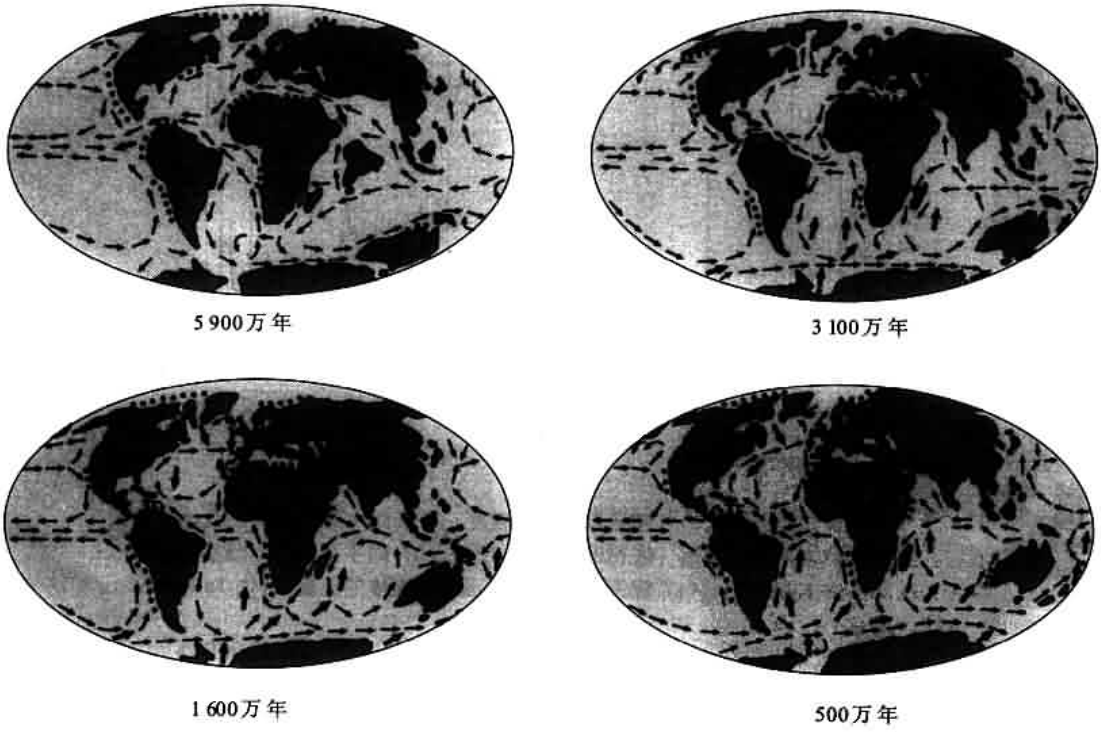


图 8.8　过去 5900 万年大陆陆块的分布和洋流的循环格局的重建。大圆点表示上涌地区，大箭头表示洋底水形成的可能地区。（在许多情况下，洋底水的形成是通过温暖的静止水的下沉。）（经许可修改自 Angel[49]，依 Haq[50]）

转向往南围绕非洲，而后穿过南、北美洲之间的间隙。往后不久，南美洲和大洋洲两者最后与南极洲分离，导致南极洲环极流的建立，它围绕整个南极洲周围奔流。这个方向朝东的冷水和强风流，把南极洲的气候系统与它的比较温暖的、比较北边的、相邻的气候系统分隔开。大约4500万年前开始的南极洲冰川（图8.9a）随之加深，到3500万年前冰盖至少已生长到现今大小的40%，并且到2900万年前覆盖了近乎全部大陆[28]。

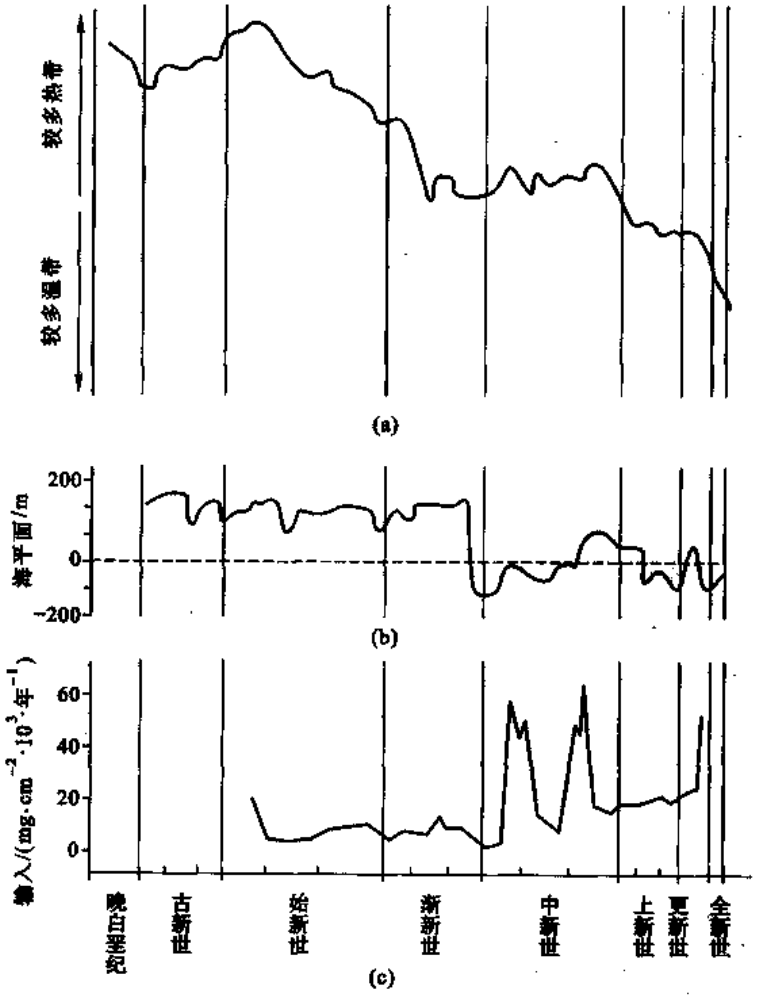


图8.9 晚白垩纪和新生代的气候记录：(a) 温度，从来自大西洋深海钻孔地点的海底有孔虫的氧同位素分析推算（依 Miller *et al.*[31]）；(b) 海平面变化的概括历史，以今天为基准（依 Tallis[36]）；(c) 深海沉积物中风送输的尘埃的总量。(依 Tallis[36])

增长着的冰川有若干别的效应。冰把太阳的射线反射回空间，因此一个冰帽的出现本身会促进世界变冷。这样一个体积的水从海洋中除去，造成海平面下降——在晚渐新世，3000万年前，海平面下降了至少120 m（400英尺）（图8.9b）。海洋因此从大陆低地后退。但是陆地吸收的热量比水少，而释放热量更快。因此海水从大陆退走增加了大陆季节循环的强度，而大陆的气候必定变得更不均匀，有比较炎热、比较干燥的夏季和比较寒冷、比较潮湿的冬季。因

为海洋自身在这个时候也变得更凉，所以水分蒸发比较少，提供陆地的降雨比较少。由于所有这些变化，大陆变得更加干旱，尤其在中纬度，这点可由深海沉积物中风吹的尘埃的总量增加表明（图 8.9c）。

在晚渐新世存在某种变暖，因此从 2600 万年前到 1400 万年前南极只有不到 50%的地区被冰覆盖。然而，向北移动着的澳大利亚/新几内亚与东南亚在 1500 万年前的碰撞，对向西的太平洋海流形成了一个新的障碍，迫使它向南沿着澳大利亚东岸，然后顺着南极洲向东流。这又加强了南极洲的环极流，并且导致中中新世东南极洲的冰盖的扩大。

这一系列复杂变化中的最后事件是大约 200 万年前巴拿马海道的封闭。这导致西南极洲和北半球的冰盖形成。相反，虽然格陵兰和斯堪的纳维亚之间的挪威海在晚始新世敞开，使深层的北极冷水能进入北大西洋，但是北大西洋周围的陆地也受到由北美洲大西洋沿岸向北流动的墨西哥湾流中温暖的表层水的影响。西北太平洋的黑潮暖流产生相似的效应，温暖了日本。

另一个重要因子是更多山脉在新生代升起。升上海平面以上 2～3 km 的山脉不仅被冰雪覆盖起来，而且起阻碍风的流向作用，因此在它们的背风面形成雨影。广袤、高隆的西藏高原的抬升，它的面积超过 100 万 km^2，和后来喜马拉雅山脉的抬升，都是由印度接近亚洲并且最终两个大陆在 4500 万～5500 万年前的始新世碰撞造成的。结果，中亚冬天变冷的空气不再往南逃逸，并且它的气候变得比较寒冷和干燥。后来，临近中新世末，曾经淹没中亚西部大量地方的一个海逐渐收缩。这引起那里夏季温度增高和印度降雨季节性的增大[29]。在对地区气候的影响上，这可能比喜马拉雅山脉的升起更为重要。

在北美洲，落基山脉在白垩纪最末到中中新世之间开始升起。到 1000 万～1500 万年前，它们达到了它们现在高度的一半。内华达山脉的抬升开始在渐新世最末，但是它大多数发生最近 1000 万年。喀斯喀特山脉和海岸山岭仅在最近 600 万年升起。所有这些山脉增大了北美洲气候的季节性，而且也据此提出了通过将西风转移进入比较北面的轨道，它们可能在启动气候变凉并最终导致冰川时期上发挥作用。南美洲的安第斯山脉在晚新生代升起的效应比较不明显，因为那个大陆整体比较狭窄并且主要是在较低纬度上。

我们现在能够识别所有这些因子，并且产生关于其强度和位置变化的效应的复杂的计算机模型。然而，构建模型准确匹配白垩纪和早新生代的高温，尤其在大陆内部的高温，仍旧是不可能的。这目前只能通过做出额外的附加假设来解释，例如在这些较早时期存在比较高的太阳辐射输出或者比较高的大气二氧化碳水平，虽然关于这点现在找到的证据还不多。

晚白垩纪和新生代的植物群变化

这个时期研究得最全面的植物群是北美洲大陆的植物群，美国古植物学家艾伦·格雷厄姆（Alan Graham）详细描述了它[30]。

虽然如同前面提及，有关世界的气候系统有许多不同来源的证据，在有花植物于中白垩纪变得普遍和多样以后，其叶片化石提供了又一个来源。在年平均温度高且降雨量大的区域，叶有“完全的”边缘，不再分成裂片或齿；它们是大而革质的，而且往往呈心形，有渐狭突出的尖，在叶的基部有一个节。在来自年均温度低且降雨量小的区域的植物群中，这些特征比较不

普遍。从各个植物群见到的植物科的生存代表所适宜的气候中能够收集更多的信息[31]，虽然假设活着的物种从未能够超出它们今天被发现的环境条件范围之外存在是不明智的。它们可能生活在过去的环境中，后来因与新进化的类型的相互竞争而从那里被排挤了。无论如何，白垩纪和早始新世的有花植物，许多都属于后来变得绝灭或者仅仅是向现代属过渡的类群，因此它们存在的气候含义是不清楚的。最后，化石资料往往存在于近岸区域的沉积物中，那里的气候通常比内陆区域的气候温和而少季节性。在群落水平，艾伦·格雷厄姆谈到，大多数现代植物的生物群落显得比较新近，而化石记录表明，生态相容的物种的不同组合可以由各种相继的气候变化造成。

在中白垩纪世界气候开始变冷，并清楚地显示在来自阿拉斯加大约北纬70°的一系列植物群上，时间幅度在那个时候的3 000万年以上[32]。这些植物群最早的包含由蕨类和由裸子植物诸如苏铁、银杏和松柏类占优势的一种森林残余。这个植物群的现生的最近亲属，见于大约25°～30°N的暖温带区域例如东南亚的适中高度的森林中。到这些中白垩纪阿拉斯加植物群的最后时，该植物群以两种方式变化：第一，此时被子植物已多样化已支配植物群的程度；第二，这种森林包含与今天在中国华北和朝鲜地区35°～40°N的纬度见到的相似的森林的残余——比早期的植物群的现生的亲属更往北边扩充的多。这些相继的化石植物群间的差异提示了在中白垩纪阿拉斯加北部的气候业已变冷起来。来自同一区域的其他植物群表明，到白垩纪末平均温度已下降到大约5℃，并且有花植物的多样性也下降很大[33]。

然而，北美洲大陆主要部分的气候在这个时间显得变化比较少[34]。热带森林位于东南部正型粉类地区（见图8.3），尤其在海岸地区和沿大西洋海岸向北的地区。西部的鹰粉属植物群地区范围从南方的亚热带森林，经美国西北部的和加拿大西南部的常绿阔叶林［包括现在惟独在南半球见到的类型，诸如南洋杉属（*Araucaria*）、常绿的杉科和根乃拉草属（*Gunnera*）］，直到极地的阔叶落叶林。在白垩纪末，似乎有过短期的低温，也许与那个时期的绝灭事件相关联，接着是在北美洲长期的降雨增加。所有已知的早新生代植物群都是由木质的乔木和藤本占优势，它们的现生的最近亲属大多生活在热带、亚热带或者落叶的温带群落中。在这个温暖无冰的时期，森林扩展接近两极[35]。因此发现今天限于特殊纬度的类元在始新世见于远离赤道的地区，或者存在于宽广得多的纬度带，那是不足为奇的。热带和亚热带的植物群见于北美洲和欧亚的北部，扩展到45°～50°N。早新生代有花植物的大多数，是属于今天叫做高温植物和中温植物（分别适宜年均温20℃以上和在20℃和13℃之间）的，少数属于低温植物（适宜年均温低于13℃）。

5 000万年前，在早始新世时气候再次改善。举例来说，来自在大约45°N的英格兰南部的那个时代的植物群化石，含有350个物种的植物的种子和果实，属于150个以上的属[36]。植物群包括木兰科、葡萄科、山茱萸、月桂属、月桂和樟属以及尼帕棕属（*Nipa*）和沙巴棕属（*Sabal*）的棕榈树和红杉属（*Sequoia*）的针叶树。这些植物有的现在见于热带，尤其在东南亚，而其他的生活在像今天的中国华中东部的温带环境中。虽然今天与其最密切类似的植物区系是亚热带雨林，但是它的组成与任何单独的现代植物区系都不一致。伴同它的动物区系包括鳄和龟，与今天见于热带的相似。

从中始新世到早中新世，气候变得更凉、更干燥和更加季节性。植物生物群落变得更像今天的生物群落，既在组成群落的植物类群方面，也在它们形成植物群落的结构方式方面。例如

北美洲的低地暖温带落叶林，以及它的高地针叶林都与今天的那些相似。但是也有例外，例如北美洲东南部的热带雨林被一种半落叶的热带干旱森林取代，与今天世界上能够见到的任何东西都不像。相似地，像在加拿大北极（81°N）的埃尔斯米尔岛（Ellesmere Island）这样高的北纬地区的森林，也不像任何现代森林。它包括了比较南方的温带落叶阔叶林，但是也以北方针叶树为表征，诸如松、落叶松和云杉。多样的动物群包括哺乳动物、蛇类、蜥蜴和龟类[37,38]。此外，现在清楚，在北美洲高纬度的温带落叶林见到的某些热带成分来源于东半球热带地区，通过白令和格陵兰连接扩散到北美洲。美国的古植物学家杰克·沃尔夫（Jack Wolfe）命名这个植物群为“北方热带植物群”[39]。

在南半球，南美洲、南极洲和澳大利亚的植物群，如同它们今天那样，仍旧包含古老的晚白垩纪南冈瓦纳被子植物群的后裔，有像山龙眼科、桃金娘科等那样的科，南山毛榉属以及“南方针叶树”诸如南洋杉属、罗汉松属（*Podocarpus*）和陆均松属（*Dacrydium*）。这些森林至少覆盖南极洲的外围，但是其内陆植物群是未知的。

在早始新世气候改善后，对新生代时北半球植物群的叶表征的研究表明，还有两次变冷事件。比较戏剧性得多的一次变冷发生在早渐新世（见图 8.9a），那时南极洲的重要区域受冰川作用。气候变化既涉及年平均温度的降低，也涉及年平均温度幅度的增大（即稳定性降低）。例如，在 100 万或 200 万年内，北美洲太平洋西北的年平均温度从约 22℃下降到约 12℃，而年平均温度幅度从约 7℃增加到近 24℃，并且年降雨量几乎减半。在这个短的时间间隔里，常绿阔叶林带向南移动，从 40°～60°N 移到 20°～35°N，并且被温带阔叶落叶林和疏林代替。在这个时间内发现植物群的多样性显著降低是不奇怪的，因为许多科必定已变得绝灭，至少在这些区域是这样。在这个时间内欧洲变冷的程度比北美洲低，并且没有多少气候变干燥的证据，主要因为那时的欧洲植物群的大多数是从离海岸不远的区域知道的。

气候季节性增强的一个结果是老的郁闭的常绿森林变成稀疏的落叶林，为非木质的有花植物新类型的出现提供了进化机会，直至晚新生代草本占优势的有花植物群落才重要起来。另一个机会随着干旱环境的扩展而产生。在晚始新世，虽然在大陆内部存在沙漠，但是温暖的海水容易蒸发，为比较沿岸的地区提供潮湿带雨的风，因此在亚热带还没有地区性的干旱和半干旱气候的地带，但如今那里干燥空气下降的高压区域产生沙漠（见图 5.8）。甚至在始新世更晚的时期，比较凉爽、比较干旱的气候，导致像夏巴拉/疏林/稀树草原那样的生物群落在北美洲首次出现。在早渐新世变冷以后，比较凉的海水提供雨水较少，并且有一次干旱陆生植被大扩展[40]。在欧亚，这种气候变化伴随着哺乳动物群的显著变化，使它们变成更小的类型诸如啮齿类和兔类，并且古老的森林类型绝灭起来[41]。

最早的干旱稀树草原植被在中新世早期到中期出现在低纬度，接着是最早的草甸出现在中纬度。富硅的 C_4 禾草类在北美洲的扩散可能是食草的哺乳动物在那个大陆的绝灭大浪潮的原因，因为没有高齿冠牙齿的哺乳动物不能忍受这样的食物所造成的牙齿磨损。后来在中中新世末期温度再次下降，但是高纬度仍然相对温暖，并且混合针叶林没有出现在北极，一直到 500 万～700 万年前的晚中新世。那个时候冻原出现在南极洲，但是可能没有出现在北极，直到后来在上新世才出现。从 700 万年前到 300 万年前北半球的低地冰川作用的时间和过程仍旧难以确定，并且很可能是区域和区域不同[42]，但是那个时候广泛的冻原、草原或者荒漠仍旧没有证据。

摘 要

1. 动物和植物的分布格局主要是受盛行的地理格局（海洋、陆缘浅海、山脉和沙漠的位置）和气候格局控制。因为这些在过去是不同的，主要因为大陆由于板块构造运动的移动，在过去生物的分布格局也是不同的。

2. 在植物和脊椎动物拓殖了陆地后不久，赤道地区就产生了热带雨林，而两极也出现了冰盖。爬行类进化了，随着以前分离的大陆联合而扩散和多样化。恐龙的分布显示了北半球存在亚美古陆和欧美古陆两个陆块的清楚证据。

3. 在晚白垩纪和早新生代，世界气候比现在温暖。许多生物那时能通过现在因气候变化和因大陆分离封闭了的高纬度路径扩散。这也导致哺乳动物的不同类群在这些新的大陆上的分化。

4. 气候变化也导致植物群性质的变化，因为越来越干旱导致森林被疏林和草原取代。这些又引起在它们之中生活的哺乳动物群的变化。

扩充读物

Culver SJ, Rawson PS, eds. *Biotic Response to Global Change: The Last* 145 *Million Years*. London: Natural History Museum, 2000.

Graham A. *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation*. New York and Oxford: Oxford University Press, 1999.

Prothero DR. *The Eocene-Oligocene Transition. Paradise Lost*. New York: Columbia University Press, 1994.

参 考 文 献

1 Cox CB. Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *J Biogeogr* 1974; 1: 75-94.

2 Edwards D. Constraints on Silurian and Early Devonian phytogeographic analysis based on megafossils. In: McKerrow WS, Scotese CR, eds. *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir no. 12. London: Geological Society 1990; 233-42.

3 Young GC. Devonian vertebrate distribution patterns and cladistic analysis of palaeogeographic hypotheses. In: McKerrow WS, Scotese CR, eds. *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir no. 12. London: Geological Society 1990; 243-55.

4 Milner AR. Biogeography of Palaeozoic tetrapods. In: Long JA, ed. *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*. London: Belhaven 1993; 324-53.

5 Thulbom T, Warren A, Turner S, Hamley T. Early Car-boniferous tetrapods in Australia. *Nature* 1996; 381: 777-80.

6 Berman DS, Sumida SS, Lombard RE. Biogeography of primitive vertebrates. In: Sumida SS, Martin KLM, eds. *Amniote Origins: Completing the Translation to Land*. London: Academic Press 1997: 85-139.

7 Chaloner WG, McElwain J. The fossil plant record and global climatic change. *Rev Palaeobot Palynol* 1997; 95: 73-82.

8 Mora CL, Driese SG, Colarusso LA. Middle to Late Paleozoic atmospheric CO_2 levels from soil carbonate and organic matter. *Science* 1996; 271: 1105 -7.

9 Witzke BJ. Palaeoclimatic constraints for Palaeozoic palaeo-latitudes of Laurentia and Euramerica. In: McKerrow WS, Scotese CR, eds. *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir no. 12. London: Geological Society 1990; 57-73.

10 Ziegler AM. Phytogeographic patterns and continental configurations during the Permian Period. In: McKerrow WS, Scotese CR, eds. *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. Geological Society Memoir no. 12. London: Geological Society 1990; 367-79.

11 Crowley TJ, Hyde WT, Short DA. Seasonal cycle variations on the supercontinent of Pangaea. *Geology* 1989; 17: 457-60.

12 Batten DJ. Palynology, climate and the development of Late Cretaceous floral provinces in the Northern Hemisphere: a review. In: Brenchley P, ed. *Fossils and Climate*. Geological Journal Special Issue no. 11. London: John Wiley 1984; 127-64.

13 Chaloner WG, Lacey WS. The distribution of Late Palaeozoic floras. *Spec Papers Palaeontol* 1973; 12: 271-89.

14 Cox CB. Triassic tetrapods. In: Hallam A, ed. *Atlas of Palaeobiogeography*. Amsterdam: Elsevier 1973; 213-23.

15 Cox CB. Changes in terrestrial vertebrate faunas during the Mesozoic. In: Harland WB, ed. *The Fossil Record*. London: Geological Society 1967; 71-89.

16 Upchurch P, Hunn CA, Norman DB. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proc R Soc London B* 2002; 269: 613-21.

17 Serrano PC. The evolution of dinosaurs. *Science* 1999; 284: 2137-47.

18 Luo Z-Y, Ji Q, Wible JR, Yuan C-X. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* 2003; 302: 1934-40.

19 Cifelli RL, Davis BM. Marsupial origins. *Science* 2003; 302: 1899-900.

20 Reguero MA, Marenssi SA, Santillana SN. Antarctic Peninsula and South America (Patagonia) Paleogene terrestrial faunas and environments: biogeographic relationships.

Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 2002; 179: 189-210.

21 Madsen O, Scally M, Douady CJ *et al*. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature London* 2001; 408: 610-14.

22 Crane PR, Lidgard S. Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 1989; 246: 675-8.

23 Crane PR, Lidgard S. Angiosperm radiation and patterns of Cretaceous palynological diversity. In: Taylor PD, Larwood GP, eds. *Major Evolutionary Radiations*. Systematics Association Special Volume no. 42, 1990; 377-407.

24 Lidgard S, Crane PR. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology* 1990; 16: 77-93.

25 Crane PR. Vegetational consequences of the angiosperm diversification. In: Friis EM, Chaloner WG, Crane PR, eds. *The Origins of Angiosperms and their Biological Consequences*. Cambridge, UK: Cambridge University Press 1987; 107-44.

26 Morley RJ. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 2003; 6: 5-20.

27 Crowley TJ, North GR. Palaeoclimatology. *Oxford Monogr Geol Geophys* 1991; 8: 1-330.

28 Lawver LA, Gahagan LM. Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 2003; 3115: 1-27.

29 Ramstein G, Flateau F, Besse J, Joussaume S. Effect of orogeny, plate motion and land-sea area distribution on Eurasian climate change over the past 30 million years. *Nature* 1997; 386: 788-95.

30 Graham A. *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation*. New York and Oxford: Oxford University Press, 1999.

31 Collinson ME. Cenozoic evolution of modern plant communities and vegetation. In: Culver SJ, Rawson PS, eds. *Biotic Response to Global Change: The Last* 145 *Million Years*. London: Natural History Museum 2000; 223-43.

32 Smiley CJ. Cretaceous floras from Kuk River area, Alaska; stratigraphic and climatic interpretations. *Bull Geol Soc Am* 1966; 77: 1-14.

33 Parrish JT, Spicer RA. Late Cretaceous vegetation: a nearpolar temperature curve. *Geology* 1988; 16: 22-5.

34 Wolfe JA, Upchurch GR. North American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 1987; 61: 33-77.

35 Tallis JH. *Plant Community History: Long-Term Changes in Plant Distribution and Diversity*. London: Chapman & Hall, 1991.

36 Collinson ME. *Fossil Plants of the London Clay*. London: Palaeontological Association, 1983.

37 McKenna MC. Eocene paleolatitude, climate, and mammals of Ellesmere Island.

Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 1980; 30: 349-62.

38 Estes R, Hutchinson JH. Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 1980; 30: 325-47.

39 Wolfe JA. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann Missouri Bot Garden* 1975; 62: 264-79.

40 Singh G. History of aridland vegetation and climate: a global perspective. *Biol Rev* 1988; 63: 159-95.

41 Meng J, McKenna MC. Faunal turnovers of Paleogenemammals from the Mongolian Plateau. *Nature* 1998; 394: 364-7.

42 Frakes LA, Francis JE, Syktus JI. *Climate Modes of the Phanerozoic*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1992.

43 Cambridge Paleomap Services. ATLAS version 3.3. Cambridge, UK: Cambridge Paleomap Services, 1993.

44 Stanley S. *Earth and Life through Time*. New York: W. H. Freeman, 1986.

45 Smith AG, Smith DG, Funnell BM. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994.

46 Vakhrameev VA. *Jurassic and Cretaceous Floras and Climates of the Earth*. Cambridge, UK: Cambridge Univer sity Press, 1991.

47 Lillegraven JA. Ordinal and familial diversity of Cenozoic mammals. *Taxon* 1972; 21: 261-74.

48 Crane PR, Friis EM; Pedersen KR. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 1995; 374: 27-34.

49 Angel MV. Spatial distribution of marine organisms: patterns and processes. In: Edwards PJR, May NR, Webb NR, eds. *Large Scale Ecology and Conservation Biology*. British Ecological Society Symposium no. 35. Oxford: Blackwell Science 1994; 59-109.

50 Haq BU. Paleoceanography: a synoptic overview of 200 million years of ocean history. In: Haq BU, Milliman HD, eds. *Marine Geology and Oceanography of Arabian Sea and Coastal Pakistan*. New York: Van Nostrand Reinhold 1984; 201-31.

51 Miller KG, Fairbanks RG, Mountain GS. Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level history, and continental margin erosion. *Paleoceanography* 1987; 2: 1-19.

第9章　今天生物的地理学

在上一章我们看到，较早的生物种类是以怎样非常不同的地理分布格局装饰那时我们的行星表面，看到我们今天看见的主要类群（有花植物和哺乳动物）怎样出现和占据世界。由于这些类群多样化，并通过仍在变化的大陆格局扩散，占据我们今天识别的地区，在这一章，我们将追寻这些类群的历史。

目前接受的生物地理区系统在19世纪有它们的根基，那时我们逐渐增长的地球知识令生物学家认识到，世界的表面可以划分成不同的区域，它们各自的特有动、植物不同。这些划分十分自然地根据优势的、容易看到的类群。如同我们在第2章看到那样，德康多勒在1820年，恩格勒接着在1879年，都使用有花植物的分布格局作为植物区系统的基础，而斯克莱特在1858年靠鸟类工作，华莱士在1860—1876年靠哺乳类工作，界定了动物地理区系统。除了Good[1]和Takhtajan[2]对植物学方案的一些修正和Darlington[3]对动物地理学方案的十分微小的改变外，这些19世纪的阐释直到20世纪末都几乎不变地沿用。

正如我们现在知道的那样，最终在各个大陆发展了的哺乳动物的和有花植物的生物群落的性质，是它们早期的起源和多样化的历史、（尤其在南半球的）大陆的逐渐分裂和在新生代发生的气候变化之间的相互作用的结果。在尝试了解这些动物区和植物区的特殊成分的地理来源时，重要的是认识到它们在过去可能通过现在中断了的陆地连接散布，那里也有远比今天见到的更为适宜的气候。特别是早新生代的比较温暖的气候，容许动物和植物通过高纬度的路线散布，那里现在已太冷而不容许其通过了。这些路线是阿拉斯加和西伯利亚之间的白令陆桥以及北美洲东部和欧洲通过格陵兰的陆地连接（见第234页）。在新生代最温暖的时期，晚古新世/早始新世，在这些北极南部地区最冷月份的平均温度是10～12℃，而霜冻是没有或者罕见的[4]。由此这些地区大概是今天也在墨西哥和巴拿马地峡的热带植物区系中见到的东半球热带属所采取的路线[5]。虽然到中新世时气候有些变冷，但是在晚新生代仍旧足够温暖，我们现在视为非洲独有的一些哺乳动物（诸如狮子、鬣狗、长颈鹿和猕猴）得以扩散进入欧洲南部，并且在那里和典型的欧亚属一起生活[6]。

这最后一点也说明事实上在过去相邻的地区之间一般有一个过渡地带。今天在不同的动物地理区和不同的植物地理界之间可以做的清楚区分，以及在世界地图上它们之间画的截然界线，是现今的地理和现代的气候变化一致的结果。如同我们将看到的那样，最近两百万年的冰川时代，逐步缩小了比较喜暖的有花植物和哺乳动物的分布区往北的范围。但是，随着它们被往南推移，它们发现它们的路线在北美洲被巴拿马地峡的狭窄孔道封锁了，而在欧亚被地中海与北非、中东和南亚的沙漠及喜马拉雅山脉共同封锁了。结果，这些科的许多在这些阻限的北面变得绝灭。当气候在间冰期恢复，同样的那些阻限阻挡它们往北返回。因此，相邻的动物区或植物区之间不是有一个广阔的逐渐过渡地带，而是被分隔成了若干区域，在这些区域内气候在不同生物区系间形成了阻限。

事实上，这些地理阻限和气候阻限的重叠，大概就是为什么我们能够鉴别不同的生物地理

区的仅有原因。如果南美洲、非洲和印度与北边的大陆间不存在阻限，代之以广泛地连接，那么我们只要描述多样性的纬度梯度格局，以及赤道热带地带特有的科，与南、北温带和寒带的其他科就可以了。

19 世纪的博物学家把它们的生物地理学方案建立在哺乳动物和有花植物的基础上，因为这两个类群是世界的动物区系和植物区系中可见的最优势的成分，最易识别和鉴定。但是，为什么它们的生物地理学格局彼此不同，理由不是因为它们代表所有动物和所有植物的格局，而是因为它们并不代表。反之，它们不同，因为它们恰巧代表陆地生物散布能力的两个极端。陆地哺乳动物在跨越海洋阻限到达海洋岛屿的散布能力上是十分可怜的，而它们的生物地理区因此是由大陆架的边缘划定的。相反，许多有花植物拥有尤其适应由风散布的种子，因此它们的生物地理区可以包括跨越巨大面积海洋的分散的岛屿。例如，东南亚的有花植物广泛地向东通过新几内亚散布，并且通过几乎所有太平洋的岛屿，因此这一巨大区域全部被包括在单一的印度－太平洋植物界里。

令人遗憾，生物地理学迄今同样详细分析了的动物或者植物类群不多，但是有些类群已经开了头[7]。人们可以期望，那些有良好散布能力的生物，诸如苔藓、蕨类和飞翔的昆虫，将显示与有花植物的格局比较相似的格局，而那些散布能力比较有限的将显示更像哺乳动物的格局。然而，值得注意，哺乳动物的格局是了解得特别良好的，因为它们有优越的和可以分辨的化石历史。这让我们颇有信心鉴别这些类群在世界的哪里起源，它们在什么时候和什么地方多样化了，在什么时候和通过什么路线散布到新的区域。迄今还没有别的一个类群详细了解到这种程度，并且哺乳动物的历史生物地理学可能总是作为别的那些类群对照评价的标准，尤其就大陆的格局而论。

我们现在能够转到哺乳动物和有花植物的生物地理区的全球格局，并且审查它们是怎样由这些类群的早期历史造成的。接下来要详细阐述各个区发生了什么。

哺乳动物：最后的格局

正如我们业已看到的那样（见专栏 8.2），有袋类和有胎盘类都在晚白垩纪和新生代最早期从亚美古陆散布进入了南美洲。它们在大陆之间散布的详细时间和方向以及大陆自身的移动示于图 9.1，该图也表示大陆上的海或者大陆间的洋的扩张和闭合的时间。

图 9.2 表示这里识别的动物地理区的格局。这按照华莱士 1860—1876 年的系统，但东洋区和澳洲区在印度尼西亚群岛的界线是依照亚洲和澳洲大陆架的边缘，不是两区在印度尼西亚群岛格局内沿一条线相遇（见专栏 9.2）。然而，斯克莱特和华莱士在 19 世纪给予这些地区的名称，有的（古北、新北、新热带）反映了那些日子为最新的科学概念和对象拟就经典的多音节词的风尚。事实上，这些地区是有效的，只有界线的细微差异，它们分别对应欧亚、北美洲和南美洲，而这些熟悉的名称是现在本书中使用的。

因为南美洲和非洲两者在晚白垩纪和早新生代很大程度上是与其他大陆隔离的，所以各发展了一个特有的哺乳动物群。在晚新生代，印度和东南亚有一个与非洲相似的动物群。但是它们不同的气候历史与沙漠和山脉的出现分隔了这两个区域，导致它们的哺乳动物群趋异。结

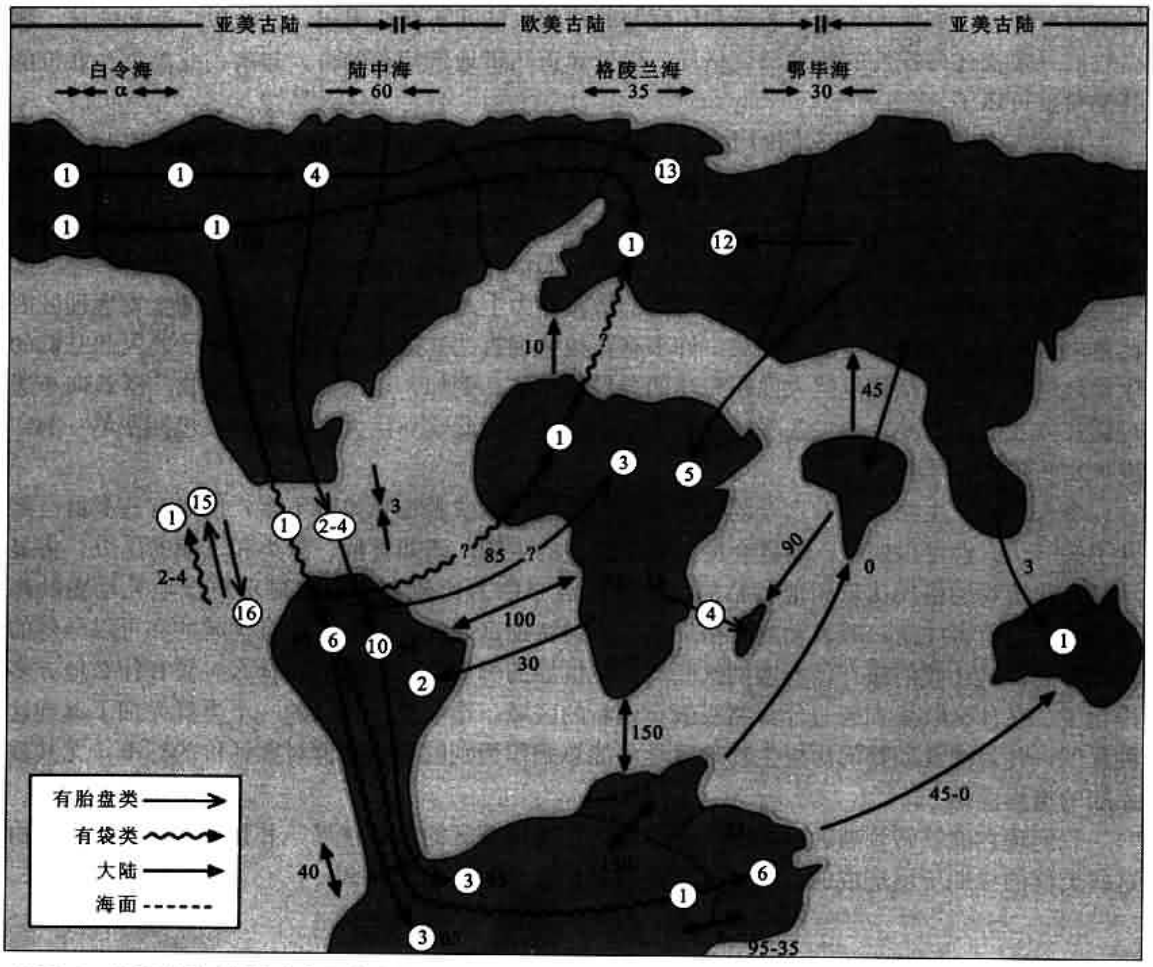


图 9.1 图示哺乳动物散布的历史生物地理学中的主要事件。箭头示哺乳动物科的或大陆的散布方向。虚线示白令海、陆中海、拉布拉多海、格陵兰海和鄂毕海的位置，以箭头表示海在两箭头间的数字指示的时间（百万年前）扩张或闭合。（白令海处的 α 符号表示它扩张和闭合多次。）拉布拉多海位于格陵兰海以西，示为一条虚线，但是没有给出进一步的信息，因为它与哺乳动物散布无关。圆圈中数字表示所研究地区的哺乳动物科的数目；邻近的数字表示有关的百万年前的时间。没有尝试给出 5500 万年之后任何时期的不同大陆上科的总数。

果，识别了一个分开的东洋动物地理区。澳洲区以它独特的有袋类，形成另一个特殊的动物群。北半球的两个陆块有彼此稍有不同的哺乳动物群，但是两者在被更新世冰川时代的气候变化大为贫乏化上是相似的，它们因此能够结合成一个单独的全北区。

在晚新生代（中新世－上新世）时哺乳动物目的分布格局示于表 9.1。今天见到的最后格局是与此略为不同的，因为更新世时象类在北半球绝灭，和因为少数贫齿类和有袋类通过巴拿马陆桥扩散到北美洲了。表 9.1 中的各个区的最后的目总数考虑到这些变化。表 9.1 的最后一行也表明各个区中陆地哺乳动物的科总数。因此这些数字不包括鲸类、海牛类（儒艮和海牛）、鳍脚类和蝙蝠类，并且也不包括人类和他们在旅途中带着的哺乳动物（诸如被带到澳洲的野狗和兔子）。

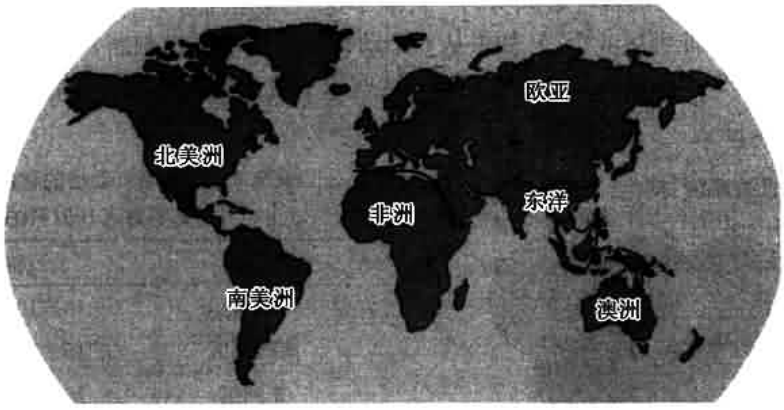


图 9.2　一个不容易散布的类群——哺乳类的生物地理区

表 9.1　晚新生代（中新世－上新世）时期陆地哺乳动物目的分布

	非洲区	东洋区	欧亚区	北美洲区	南美洲区	澳洲区
啮齿目	×	×	×	×	×	×
食虫目、食肉目、兔形目	×	×	×	×	×	
奇蹄目、偶蹄目、长鼻目	×	×	×	×	×	
灵长目	×	×	×		×	
鳞甲目	×	×				
蹄兔目、象鼩目、管齿目	×					
贫齿目					×	
有袋目					×	×
单孔目						×
今日目总数*	12	9	7	8	9	3
今日陆地科总数*	44	31	29	23	32	11

* 最后的科和目总数也考虑了第四纪绝灭和散布（见正文）

在哺乳动物的目内各别的科在它们的散布成功上显示相当的变异，少数是极其成功的。9个科散布到了澳洲区以外的全部区：鼩鼱科（鼩鼱）、松鼠科（松鼠、金花鼠、土拨鼠）、仓鼠科（仓鼠、旅鼠、田鼠、姬鼠）、兔科（草兔、兔）、鹿科（鹿）、熊科（熊）、犬科（狗）、猫科（猫）和鼬科（黄鼠狼、獾、臭鼬等）。此外，牛科（牛、羊、黑斑羚、大角斑羚等）散布到了除南美洲和澳洲以外的全部区，而鼠科（典型的大家鼠和小家鼠）散布到了除北美洲和南美洲以外的全部区。这 11 个科的类群可以方便地叫做“漫游者”。它们包括在陆栖哺乳动物的分布格局的任何分析中，倾向于模糊这些动物地理区的关系的基础格局。这些“漫游者”因此从图 9.3 中排除，图示其余 78 个科的分布。东洋区出现两次，这样可以显示与南美洲共有的单个科（驼科的孑遗分布）。

如同能从图 9.3 看到的，所有陆栖哺乳动物科的多数（90 科中的 49 科，即 54%）是一个区或者另一个区特有的。不同的各个区中哺乳动物的特有性程度计算在表 9.2。（值得注意的

是啮齿类，哺乳动物所有的目中最成功的，贡献了这些特有科的19个：北美区2个，欧亚区1个，南美区10个，非洲区6个。）如果从6个动物地理区特有性判断，今天它们的区别程度变化很大，这从图9.3和表9.2看是清楚的。这些数字是3个主要因子的结果：隔离、气候和生态多样性。

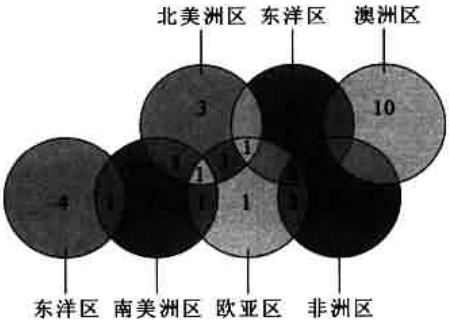


图9.3 维恩图示今天的6个动物地理区的陆栖哺乳动物科的相互关系，11个"漫游者"科除外。

表9.2 陆栖哺乳动物的科的特有性程度（特有科数×100/科的总数）

区	特有性
澳洲区	10×100/11=91%
南美洲区	15×100/32=47%
非洲区	16×100/44=36%
全北区	7×100/37=19%
北美洲区	3×100/23=13%
东洋区	4×100/31=13%
欧亚区	1×100/30=3%

澳洲区和南美洲区的长久隔离的结果从中新世的科分布来看是明显的，那时其他4个区是全部相互结合的（图9.4）。图9.3和图9.4的比较也表明南美洲在上新世与北美洲连接以后多少科变得绝灭了（见下，第232页）。北美洲区通过高纬度的白令地区连接到欧亚区，而许多哺乳动物类群能够在比较温暖的那些时候穿过这个地区散布。不过这些类群并不包括热带和亚热带类群，它们那时遍及整个非洲和欧亚南部——包括现在是东洋区北界的欧亚部分，东洋区因此在那时不可能识别做一个独立的动物地理区。然后北半球的更新世的冰川大批杀死北美洲和欧亚大陆的哺乳动物群，因此这两个区含有不多的哺乳动物的科。那些耐寒的科大多数也存在于毗邻的南部的区，而作为结果北美洲区和欧亚区几乎没有特有的哺乳动物科。热带和亚热带东半球哺乳动物科因此现在只存在于东洋区和非洲区。如果不包括只见于马达加斯加的3个科，非洲区的哺乳动物特有性程度将会是稍微比较低的（13×100/41=32%），但是它仍然是显著地高于东洋区的特有性程度。有趣的是这种差异也见于鸟类中：13个科是非洲区特有的，但是仅有1个科是东洋区特有的。这些差异大概主要是非洲纬度跨度比较大的结果，它从赤道向北经过撒哈拉沙漠到约30°N，向南到35°S，因此比印度包括的环境幅度宽广，印度仅仅伸展在14°N和35°N之间。但同时非洲面积更大，为新的类群的进化提供更多空间，必定也在这上面起了作用。

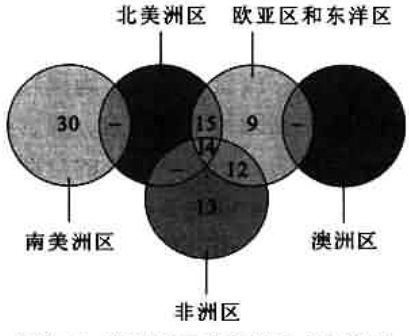


图9.4 维恩图示中新世末大陆的陆栖哺乳动物科的相互关系，11个"漫游者"科除外。

在更低的水平研究板块构造、进化和生物地理学之间的相互作用，看现代分布格局的不同要素是怎样和在什么时候建立的，也是有趣和有价值的。文献证明最好的类群之一是马总科（Equoidea），它的现代代表包括马、斑马和驴（图9.5）。它们的早期进化是在欧美古陆上，特别是大

陆分离后在北美洲。晚中新世三趾马属（*Hipparion*）穿越白令地区扩散进入欧亚大陆，而然后当非洲与欧亚大陆连接时扩散到非洲（见图 9.9）。马属（*Equus*）出现在上新世，分裂成 3 个不同的世系：驴、斑马和来自后者的真马。斑马科的 4 个不同物种仍然见于非洲，而非洲的斑驴与真马亲缘，只是在 19 世纪变得绝灭了。南美马属（*Hippidion*）和真马二者都在巴拿马地峡形成之后到达南美洲，但是令人惊奇地，西半球的所有马科动物在更新世都变得绝灭了。

Eisenberg[8]对不同的动物地理区中不同的生态位被充填的程度做了一个有趣的分析。因为

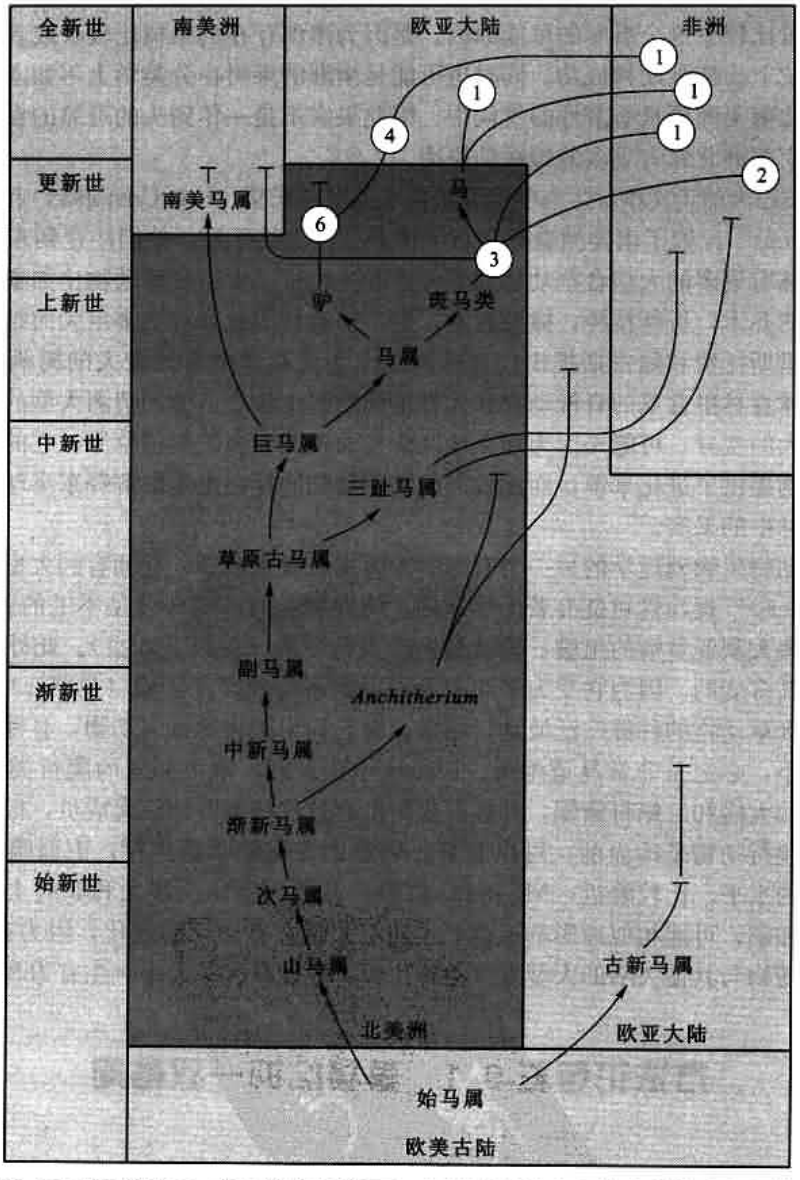


图 9.5　马类（马科和始马科）的生物地理学历史，图示它们的大多数多样化过程怎样在北美洲发生（深色区域），接着是后来散布到其他大陆。圆圈中数字表示特定时间在各个大陆存在的马类、驴类或斑马类的属数。绝灭的世系以顶端横线示出。（依 MacFadden[53]）

东非有面积广阔的草地和稀树草原，非洲哺乳动物属的21%是吃草者或啃食者，相比之下在南美洲那些只有9%。相反，南美洲北部有大面积的雨林，哺乳动物属的22%是吃果实的或者杂食的，而非洲南部只有11%。因为同样理由，南美洲北部也有高比例的哺乳动物（蝙蝠）以在空中或叶上的昆虫为食。东南亚只有2个属的蝙蝠以吃叶的昆虫为食，而在南美洲却有9个属，令人惊奇。

这种资料的比较在比较生物地理学上诱发有趣的问题。虽然澳洲今天拥有的森林面积少得多，但澳洲和南美洲北部含有相似的树栖属的比例。Eisenberg提出，这可能是从过去的一种继承，过去澳洲有大量森林，因此许多有袋类成为树栖的。类似地，他猜测澳洲存在的食果实者和杂食者数量比较少这个事实的可能原因，是因为澳洲存在的果树比较少或者因为鹦鹉型鸟类在那个生态位上比哺乳动物成功。同时也可能是澳洲的果树在分类学上不如南美洲的果树多样并且生长在比南美洲更具季节性的气候中，因此果实不是一年到头的可靠的食物来源。这也可能是为什么南美洲北部有更多的蝙蝠的原因。

在一篇引发思考的论文中，生态学家克里斯·克里斯托费（Cris Cristoffer）和卡洛斯·佩雷斯（Carlos Peres）[9]比较了南美洲森林和东半球森林的动物区系。他们注意到东半球的森林比南美洲热带森林有更多的大型食草动物的多样性和生物量。大型食草动物比如象和犀牛，消费和破坏比较小的乔木，折断枝桠，掀翻树木，东半球森林因此含有更多巨大而结实的乔木和更少的藤本。克里斯托费和佩雷斯提出，这可能是东半球森林中有比较大的树栖食草动物的原因，而在西半球森林里食草的脊椎动物和无脊椎动物都比较小。他们猜测大型的森林食草动物在东半球比较大的变异，可能是因为那个地区含有面积大得多的稀树草原，它的食草动物可能为森林食草动物提供了进化来源，而比较大的食草动物的存在也可以解释东半球森林中的果实大于南美洲森林中的果实。

比较哺乳动物生物地理学的另一个有趣的方面来自澳大利亚，它拥有的大型食肉动物是十分少的。Flannery[10]提出这可能有若干个原因。澳大利亚的许多部分是不毛的荒漠或半荒漠，并且一般因为澳大利亚贫瘠的土壤，植被是生产力低下的（见第226页）。此外，澳大利亚的年降雨也是极其多变的，因为它受太平洋中厄尔尼诺事件的高度影响（见第129页）。这全部导致澳大利亚食草动物的种群广泛波动。结果，以它们为猎物的食肉动物，其种群总是比它们的猎物的种群小，必定是非常易遭绝灭。Flannery注意到，澳大利亚的爬行类捕食者数量不平常地高，诸如大蟒和巨蜥科蜥蜴，并且在更新世有过这些类群的巨大成员，以及一种陆地大鳄。他提出，爬行动物是冷血的，可以有更好的能力在饥饿时期生存，因而维持种群比较高的、比较安全的水平。比较晚近，Milewski和Diamond[11]提出了澳大利亚的土壤缺乏微量营养元素碘、钴和硒，可能相似地影响了这个大陆上大型食草动物的进化，因为有的研究提示，这些大型食草动物与其他大陆的大型食草动物比较，可能具有的大小、生育力和智力有限。

方法论专栏9.1 植物区的一致格局

图9.6示本书承认的植物区的格局。总的来说，它依照俄国植物学家阿尔曼·塔赫塔江（Armen Takhtajan）提出的系统，他鉴定了6个界、12个亚界、37个植物区。然而，它在若干重要方面与塔赫塔江的系统不同，那在别处更为详细地论述[12]。

第一，由于在第 222 页上说明的理由，这里不承认南非细小的好望角区为一个不同的植物界。第二，塔赫塔江继续了起源于 1879 年德国植物学家恩格勒识别一个“南极”有花植物界的实践，它由南美洲最南部、塔斯马尼亚、新西兰的部分和分散在大西洋、印度洋和太平洋最南部的许多岛屿组成。然而，在这些区域之间的植物区系的相似性，仅仅是因为它们有一些古老的南冈瓦纳植物群的幸存者（见第 198 页和图 8.3）作为它们的植物区系的次要成分。这个植物群的森林包含主要具柄果的裸子植物和主要常绿的被子植物（南山毛榉属 *Nothofagus* 是特别表征性的），加上多种草本的和灌木状的被子植物。这个植物群合理地原封不动地幸存在南美洲最南部、塔斯马尼亚西部和也许也在新西兰（然而，亦见第 226 页）。它的成分也见于更北的分散产地，诸如新喀里多尼亚和新几内亚的高山。如同我们将在下面看到的那样，澳洲区的植物区系主要衍生自原始的“南极”植物群，虽然它在适应那个大陆逐渐愈加干旱中改变了许多。古老的南极植物群的成分于是现在仅仅是在它的后裔、高度饰变了的澳洲植物区系周围的孑遗分布。承认这个气候的和孑遗的分布作为现代有花植物界的系统的一个部分是不正常的，因为系统其余的植物都全部对应于地球巨大的、封闭的、容易界定的区域。因此这里不承认南极植物界。

第三，撒哈拉以南的非洲植物区系与印度和东南亚的植物区系，被识别为独立的植物区系界，而不是联合作为单独的植物区系界。这反映了这两个区的植物区系彼此不同的事实，就像非洲的植物区系不同于南美洲的植物区系。虽然在科级，这 3 个区域之间有许多相似性（见图 9.7 下部），但是非洲的植物区系因非洲南部和东部在新生代抬升并因之比较干旱而大有变化，它们现在处在超过 1 000 m（3 300 英尺）处，而非它先前占据的 400～500 m 的水平。这造成许多植物区系绝灭和贫乏，并且可能是间断分布的原因，比如原始的辛辣木科（Winteraceae）的分布，该科见于南美洲、澳大利亚和马达加斯加，但不见于非洲。

如同动物地理区的情况，植物（地理）界的名称在这里现代化了。因此，这 3 个植物区系在这里称为南美洲、非洲和印度－太平洋界。这最后一个名称反映了一个事实，许多有花植物科见于印度和东南亚，如同前面提到那样，已通过新几内亚和跨越太平洋的几乎所有岛屿向东广泛散布。

图 9.6　一个容易散布的类群——有花植物的生物地理区

今天有花植物的分布

有花植物的科的分布格局要比哺乳动物的科的分布难以阐释得多。这有若干原因：第一，有花植物比哺乳动物多得多——大约300个现生的科和12500个属已经描述，相比现生的哺乳动物仅100个科和1000个属。第二，有花植物科的分布格局是十分多样的。这可能部分因为它们在跨越海洋阻限散布上比哺乳动物强得多，因为植物成功散布可以只需要空气运输的种子，而不是哺乳动物需要繁育的一对或一个怀孕的雌体。有花植物的大多数科因此比哺乳动物的大多数科分布得广泛得多。例如，世界上几乎到处有6个最众多的科的4个：紫菀科（雏菊、向日葵等）、禾本科（禾草）、豆科（豌豆、三叶草、巢菜）、莎草科（薹草）。只有18%的有花植物的科是一个特定区特有的（并且这些科大多数是相对不重要的科，仅以几个属为限），而57%的陆栖哺乳动物的科是类似地区所特有的。被子植物分布更加广泛这一性质也由下列事实表明，302个有花植物科（除了4个海洋科外）的86个见于世界范围，而28个其他的科见于除北方区和南极区外的每个区。因此毫不奇怪，要表征不同的热带区是困难的。

然而，一个甚至更根本的问题在于有花植物系统学的比较不稳定。因为植物的化石记录不如哺乳动物的完整和了解得好，属以上水平类群的关系的评定被放在花、叶、茎、分枝型式等形态特征的重要性的主观判断的基础上。关于不同类群的所属物种和它们之间的关系，不同学者的结论大为不同——而各种不同的归类当然可以导致该类群的不同的生物地理学格局。使用分子信息的新方法评价物种间的关系，仍然是在初期阶段，但是它们已经提出打破某些传统的科[13]。这些科有的以前包括了远远分离在南、北两个半球的类元，产生了明显的间断分布问题。新的方法提出，间断类群毕竟不是密切亲缘的，因而消除了该问题。

新的分析方法也已解决这些问题。例如百合总目（Liliiflorae），包括百合、鸢尾和黄水仙（及许多其他有关的花），被分成48~56个科。虽然它们有许多呈示有趣的生物地理格局，但是这些格局被看做孤立的、不相关联的现象，没有看做是一个总体格局的部分。然而澳大利亚植物学家约翰·康兰（John Conran）把这个类群再分成91个更小的类元，它们是比较严格定义的[14]。这些小的类元更可能是单系的（有单一的起源），因而能表明由它们的逐渐散布造成的、清楚的生物地理格局。然后他分析了这些类元在塔赫塔江承认的37个区[2]中的分布，表明各个区百合总目之间的关系格局。康兰的方法表明，鉴别与现行的大陆和气候格局密切有关的分布格局毕竟是可能的（图9.7）。南美洲和北美洲的百合总目是彼此联系的，而后者通过高的北纬度地区与欧洲南部的联系，然后通过非洲和东南亚与澳大利亚联系。在比较详细的水平上，见到非洲和东南亚的联系在于西非的和印度的热带森林之间的相似性，而东南亚和澳大利亚之间的联系是通过巴布亚/新几内亚。然而，在这些主要联系之外，也有少数类元呈示南美洲最南部和澳大利亚之间的联系，像乔木南山毛榉属的联系（见专栏9.1），而它因此可能是在冈瓦纳最终破裂以前穿过冈瓦纳的比较早的分布格局的痕迹。在南美洲和非洲之间没有任何直接联系的痕迹，因此没有在这两个区域之间任何散布的证据——从有些哺乳动物世系可能穿越南大西洋扩散了的可能性来看，稍微令人惊奇。

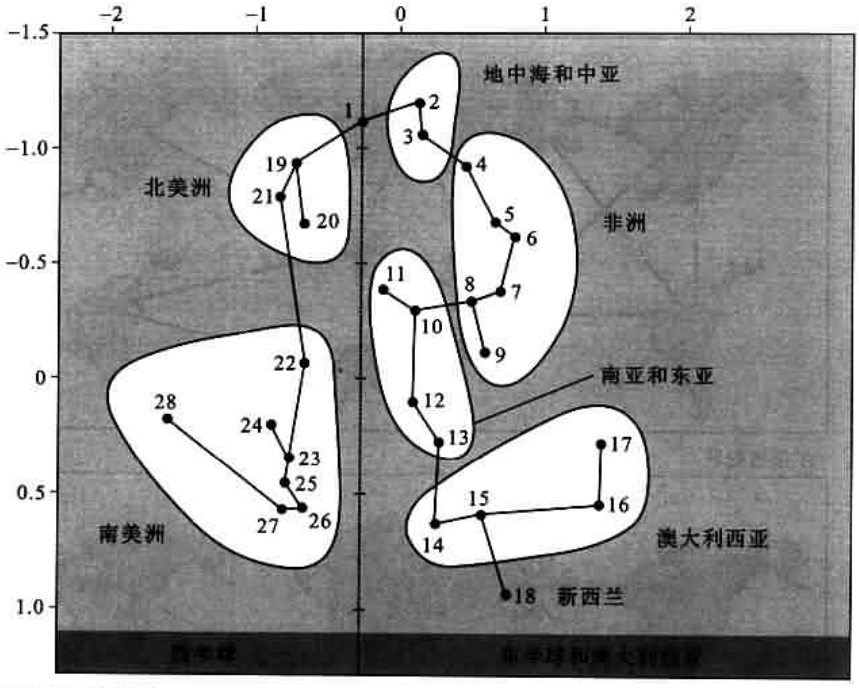


图 9.7　塔赫塔江的植物区（由数字表示，但更改了名称以帮助地理鉴别）的百合总目植物群之间的关系。1. 北半球环北（极）区；2. 地中海区；3. 中东和中亚区；4. 撒哈拉和阿拉伯区；5. 非洲南部的纳米比亚－卡鲁（Karoo）区；6. 好望角区；7. 亚撒哈拉、东和南中非区（主要是草甸、疏林和稀树草原）；8. 西非雨林；9. 马达加斯加；10. 印度；11. 华东；12. 东南亚；13. 马来西亚；14. 巴布亚/新几内亚；15. 澳大利亚东部和北部；16. 澳大利亚西南部；17. 澳大利亚中部；18. 新西兰；19. 落基山；20. 北美洲东部；21. 北美洲西南部；22. 中美洲；23. 巴西东部；24. 阿根廷南美洲草原；25. 亚马孙；26. 南美洲北部圭亚那高地；27. 南美洲热带的安第斯山；28. 巴塔哥尼亚。框架和数字删改自康兰的多维标度分析。（依 Conran[14]）

哺乳动物地理学对有花植物地理学：比较和差别

如同可以预期的那样，动物区系统和植物区系统是非常相似的（比较图 9.2 和图 9.6）。这是因为两者都受到相同的新生代大陆移动和气候变化的影响。然而，在不同区的哺乳动物之间和不同区的有花植物之间的关系其密切程度上存在差异。如同业已提及的那样，动物地理区之间的关系在删去 11 个科“漫游者”哺乳动物以后就看得比较清楚了。相似地，如果具有世界性分布的科首先排除的话，有花植物区之间的关系也显示得比较清楚。如果比较两者此时的格局（图 9.8），能够看到一些十分有趣的差异。

第一点是，在南美洲、非洲、东洋区和澳洲的有花植物之间的相似性，比这些区的哺乳动物之间的相似性大许多。只有在非洲/东洋区相比较的情况下是植物和动物是在一个相似的水平上（见下）。三点原因似乎造成了这些差异。

首先，有花植物的科比哺乳动物的科进化和散布得早。现代古植物学技术使得中白垩纪沉

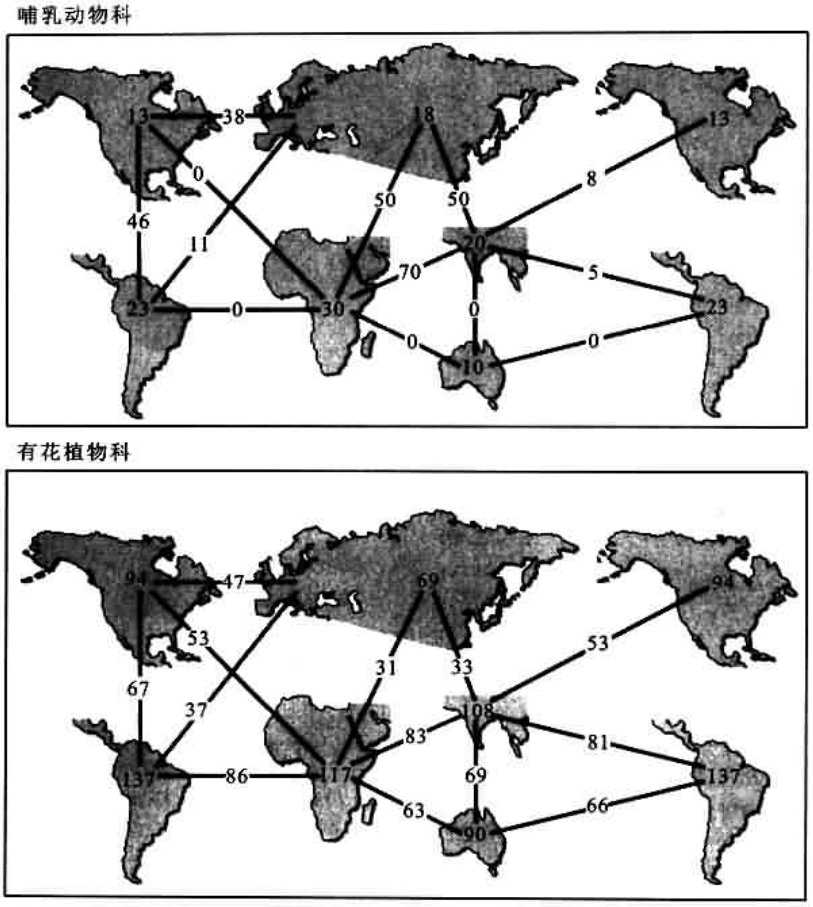


图 9.8 不同区之间的动物区系和植物区系相似性的比较。每个区内的数字表示那里见到的科数。(仅见于马达加斯加的科省略了。)联系区的数字表示这些区的生物区系相似系数，$100C/N$，式中 C 是所比较的二区共同的科数，而 N 是二区中有较小动物区系的那个区的科数。上图，哺乳动物科（排除“漫游者”科）；下图，有花植物科（排除世界性分布的科）。(资料来自 Heywood[54])

积物中获得和鉴定完整的和部分的花成为可能[15]，这些表明若干不同的现存科到大约 1.2 亿年前中白垩纪就出现了，并且到 9 500 万至 7 500 万年前至少已有十几科。因此被子植物开始它们的整个世界的散布要比哺乳动物早得多，而因此在大陆漂移得太远以前到达不同大陆的机会要大得多。相反，现代哺乳动物的多样化和散布仅仅在 6 600 万至 5 500 万年前新生代最早期才开始，那时大陆已漂移得更远，更难以到达。然而，作为拓殖者成功的那些哺乳动物，能够在每个大陆的隔离中趋异成许多独特的、特有的类群，表现出与在其他大陆的那些相似性不多——南美洲的贫齿类、西半球猴和穴居形啮齿类；非洲的长鼻目、象鼩、蹄兔和犰狳；澳大利亚的有袋类。

其次，在哺乳动物的历史上，绝灭和取代比在有花植物的历史上多。例如，除了现生的哺乳动物大约 100 个科以外，在新生代还有超过 300 个别的科进化和变得绝灭了——哺乳动物约 70%的科完全死光了。这些有的以前是广布的科，如今在分离的大陆上被新的、特有的科取

代。除此之外，有的科只在某些地区变得绝灭，因此它现在有间断分布，如同在骆驼/羊驼类群中那样（见第 234 页）。如果比较在更新世绝灭前后的南、北美洲动物区系之间的相似性，就见到绝灭的影响的另一个例子（见第 231—234 页）。所有这些现象降低了动物区之间的相似性水平。相反，对于有花植物，有过的绝灭少许多——事实上，迄今没有一个有花植物主要类群绝灭的记录。还有，植物类元要比动物类元活得长久得多，例如，南山毛榉属的分布表明它在晚白垩纪进化了，至少 7 000 万年前，而哺乳动物属的平均寿命只有 800 万年。

最后，当然，假定所有植物区系的相似性仅仅是早期穿越微不足道的阻限散布造成的，而不是后来跨越更广阔的间隙拓殖的结果，也是不明智的。有花植物穿越太平洋扩散的范围（超过 200 种不同的迁入有花植物到达最隔离的岛屿群夏威夷）清楚表明它们能够跨越甚至十分广阔的一片海洋，尤其那里有居间的岛屿作为汀步石可以利用时。

由于所有这些缘故，不同大陆的植物区系呈现彼此的相似性比它们的哺乳动物区系相似性多，那是不奇怪的。然而，有一个例外：当非洲区和东洋区比较时，两个类群的相似性水平几乎同一。这里的植物区系相似性是不奇怪的，因为它是在与其他热带区之间——南美洲对埃塞俄比亚区和南美洲对印度－马来西亚区的相似性一样的一般水平上。因此意外地高的是非洲区与东洋区之间的动物区系相似性。这大概因为两个大陆在中新世连接起来以后并在沙漠通过中东扩展之前，在非洲和欧亚大陆之间发生了动物区系交流（见第 220 页）。

上面提及的热带区的植物区系之间比较大的相似性，也解释了第二点差异。这就是北美洲和欧亚（结合在一个单独的北方植物区中）的植物区系之间的相似性，比这两个区的哺乳动物区系之间的相似性多。如同我们将在下面看到的，在冰川时代两个区都失去了它们的亚热带生物群。在最后的冰川时代结束以后，动物和植物开始向北扩散，重新拓殖北半球再次变暖的陆地。然而，南美洲和非洲的植物之间业已有了比它们的哺乳动物之间多得多的相似性。它们的向北扩散因此产生北美洲和欧洲之间相当的相似性，而南美洲和非洲的十分不同的哺乳动物的向北扩散没有造成任何这样的相似性。

最后一点，北美洲和非洲的植物区系之间高相似性，大概是因为也见于非洲的大量的南美洲热带科扩散进入北美洲的几乎亚热带的东南部地区。

每个大区的新生代历史生物地理学，加上大岛新西兰和马达加斯加，现在将依次阐述。

东半球热带：非洲、印度和东南亚

三个原始的陆块对这个区域起了作用，并且原来全都是冈瓦纳的部分（见图 8.2 和图 8.3）。东南亚可能是第一个与亚洲联合的，在三叠纪的某个时候印度在 5 200 万年至 4 500 万年前早始新世与南亚碰撞，它继续向北移动抬升喜马拉雅山和西藏高原。因此非洲是这三者最后与北方大陆联合的，在晚新生代加入。但是非洲从未远离欧亚大陆南部，并且热带有花植物大概正是从这里散布到南亚的热带。热带生物区系的许多成分无疑广布整个地区，并且在晚新生代北半球变冷之前，也向北分布进入欧亚大陆的高纬度。然而，气候变冷与海洋和中东沙漠的扩大一起，导致东半球热带重新划分成一个西部仅包括非洲，和一个东部“东洋区”由印度和东南亚组成。

完全追寻非洲、印度和东南亚分别对东半球最后的热带生物区系的贡献还不可能。如同通常那样，哺乳动物的化石记录是容易阐明，而随之能够用作重建被子植物区系历史的向导。然而，因为它们有更好的散布能力，相比哺乳动物更多种类的有花植物能够从欧亚大陆散布进入非洲。

非　洲

东半球热带哺乳动物区系中最熟知和最独特的是非洲的动物区系。如同在前一章解释的那样，有胎盘类的不同目的相互关系的分子研究提示，一个非洲有胎盘类类群的共同祖先在中白垩纪从南美洲进入这个大陆。这个类群由长鼻目、蹄兔目、水生的海牛目、象鼩目、管齿目、金毛鼹科、食虫的马岛猬科和绝灭的重脚目组成，它们被一起放在一个非洲特有的非洲兽总目中[16]。

在早新生代，分隔非洲和欧亚大陆的浅海（见图 8.3）不是两个大陆生物区系交流的仅有阻限，还因为非洲的北部处在北方的中纬度干燥带中。不过有的有胎盘类能够从北方进入非洲。早期灵长类和古食肉类的一次侵入可能发生在接近古新世－始新世交界时[17]，因为这样一次事件，是解释非洲北部在晚始新世至早渐新世发现的比较多样的动物群所需要的。除了非洲兽的成员外，这些动物群包括偶蹄类、古食肉类、啮齿类、和最早的类人猿亚目灵长类的成员（它们后来进化成猿类和人类）。虽然蹄兔目今天仅仅由兔子样的蹄兔代表，但在渐新世（和或许更早）它们是该大陆优势的小型和中型陆栖食草动物。

非洲和欧亚大陆之间晚新生代的地理和生物地理关系是十分复杂的。两个大陆的第一次碰撞发生在大约 1 900 万年前，在早中新世，在阿拉伯和土耳其地区之间（图 9.9）。它们之间的海面的闭合阻断了环赤道的世界大洋环流（见图 8.8），而这又转而是那时欧洲中部发生的气

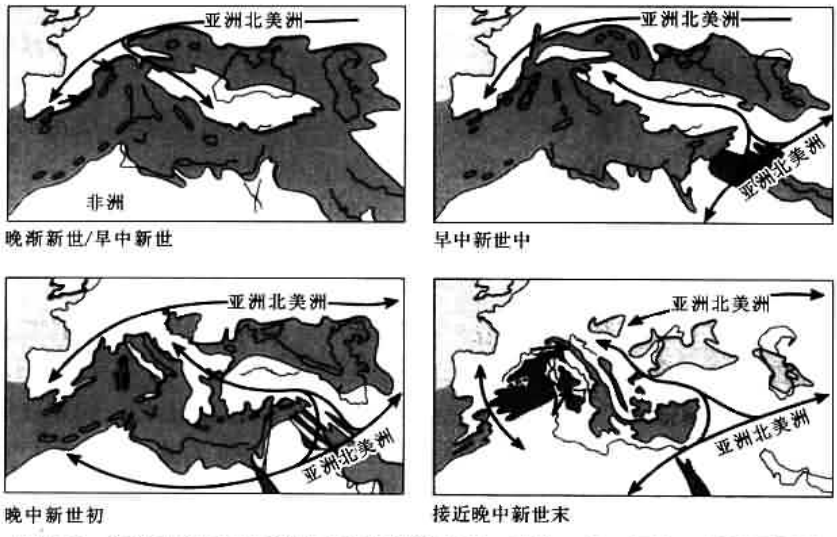


图 9.9　在新生代不同时间地中海区域的重建。淡色，海；深色，海干涸后留下的蒸发沉积物。箭头示哺乳动物散布的方向。添加了今天的某些地理轮廓，以帮助识别和定位。（依 Steininger *et al.*[55]，经许可）

候恶化的原因。食肉类、猪科（猪）、牛科（牛、羚羊等）和仓鼠科啮齿类通过新的陆桥从亚洲传到非洲，而长鼻目、原始食肉类和灵长目从相反方向传播。

在1 600万年前的中中新世有过海道的重开，它导致欧洲中部经历比较温暖潮湿的气候。但是这条海道不够宽广，或者不够经常，阻止不了在非洲进化了的灵长目长鼻目和猪科新类型散布到欧亚大陆。1 200万年前，接近晚中新世的开始，海道最后被在阿拉伯、土耳其和中东隆升的山脉阻断，那时在北美洲进化了的早期的马三趾马属（*Hipparion*）出现在欧亚大陆和非洲（见图9.5），而犀牛、鬣狗和剑齿虎从非洲散布到了欧亚大陆。最后的戏剧性事件是600万年前，接近晚中新世末西地中海和大西洋之间的西面联系的封闭（图9.9）。这是由（因极地冰帽的增加造成的）世界性海平面下降，也由西班牙和非洲西北部两地的山脉抬升引起的。这特别影响地中海的西部，向东远到意大利，因为没有什么大河为这个地区提供水——不像东部，它接受黑海和尼罗河的注入。结果，在后来的200万年里西地中海在所谓墨西拿咸度危机中完全干涸，留下低于海平面3 000 m（10 000英尺）的一个广袤平原，覆盖了一层厚厚的岩盐沉积。直布罗陀海峡大约在530万年前张开。

非洲和热带欧亚之间中新世哺乳动物的交流的结果今天仍然能够看见，因为若干类群排他地见于这两个区域——但是，在近乎每一种情况下它们都含有不同的属。例如非洲的犀牛、象和豪猪都属于与见于东洋区的不同的属。相似地，马达加斯加的狐猴和非洲的黑猩猩和大猩猩不见于东洋区，在东洋区，这些类群由懒猴科和由猩猩和长臂猿代表。穿山甲属（*Manis*）是一个例外，因为同一个属见于两个区。然而今天两个动物区系之间的某些排他的相似性掩盖了远更复杂的早期历史[18]。例如，长鼻目在始新世起源于非洲，在早中新世移居进入欧亚大陆，而后来在中新世回迁。猛犸象和现代亚洲象的祖先大概是在400万至500万年前在非洲进化的，并且在200万年后移居回迁到欧亚大陆。虽然它们扩散到世界许多地方，在冰川时代猛犸象到处变得绝灭。

因为两个区域之间的距离，非洲和欧亚大陆的热带的哺乳动物区系之间的差异总之是发展了。但是两个动物区系也由于红海在上新世的发展，和由于沙漠在中东的扩大而变得彼此更加隔离。这些差异也在晚中新世变得更加剧烈，因为东非的动物区系必须适应该地区的变冷和因此增加了的干燥度，结果它变得被疏林和矮灌丛覆盖，地面覆盖以草本和禾草，这导致啃牧的、尤其是游牧的哺乳动物，特别是牛科（牛、羊、羚羊、角马、黑斑羚等）的大辐射。非洲有牛科76个物种，而亚洲只有37个物种。与长颈鹿、疣猪和斑马一起，它们在东非形成巨大的兽群，并且普遍被认为是东非“典型的”动物区系。但是实际上它们是非洲舞台的后来者，因为它们的祖先直到中中新世才被认知。我们自身的属人属（*Homo*），似乎也是在这种环境中进化的（见第280页），并且人类的活动大概要对非洲的季节性干旱、过度放牧和火烧的草原的表征性植物区系负责[19]。与那时世界的气候普遍干燥一起，东非的干燥减少了非洲雨林向东扩展，雨林现在局限在西非和刚果盆地。这种面积的减少大概是非洲的热带植物区系多样性要比南美洲和东南亚的低许多的原因之一。

中新世末，海平面降低造成的比较干燥的气候导致地中海地区硬叶常绿疏林的扩大。这种比较干燥的欧洲环境接受了栖居在干草原和疏林草原的许多亚洲哺乳动物，而非洲的河马也扩展到它的水系，非洲的犀牛生活在它的平原上。非洲北部的动物区系因此在上新世和更新世是与非洲其余部分比较相似。只是在晚更新世，最早在早更新世出现的撒哈拉沙漠逐渐扩大，最

后隔离了北非动物区系和改变了它的气候，所以动物区系失去了它的非洲性状。

在非洲的边缘，有两个区域包含了值得特别考虑的生物区系：南非好望角区的植物区系和马达加斯加的动物区系。

好望角植物区系

植物生物地理学家们习惯把非洲南部的好望角区的植物区系识别为一个独立的植物区系界，因此把它放在世界每个主要大陆的或者温带北半球整个的植物区系的同一重要性水平上（见图 2.2a）。这是因为好望角地区表现高水平的特有性。它含有 6 个特有的被子植物科，以及极高的属特有性（19.5%）和巨大的物种水平的丰富度——它含有超过 8 500 个有花植物物种，其中 6 000 个是特有的。这个植物区系肉质植物也特别丰富。其被称为“芬波斯”（fynbos）的植被由细叶灌丛硬叶植物组成，并且由（特别是）帚灯草科的成员还有杜鹃花科、山龙眼科和番杏科（松叶菊类）物种占优势。

然而，新近的研究表明好望角区仅仅是有地中海型气候的若干地区之一，夏季温暖干燥，冬季凉爽湿润。其他地区是加利福尼亚、智利海岸、西南澳大利亚和地中海流域本身[20]。这 5 个地区占地球表面的不到 5%，可是包含了约 48 250 个有花植物物种（几乎占世界总数的 20%），以及格外多的稀有和地方特有植物的成员。因此好望角植物区系不是独特的，它只是由相似的生态/进化历史造成的若干植物区系之一。在上新世全球变冷和变干开始以前，所有这 5 个地区都被亚热带森林覆盖，但是现在都变成一种植物区系的混合，包括一些以前森林的孑遗，加上硬叶的灌木林和疏林，以适应干旱和火烧的世系居多。还有，新近好望角的植物属之一（山榄属 *Phylica*）的分子研究表明，它的多样化仅仅在大约 700 万～800 万年前开始，并且可能是由该地区加大中的干燥度引发的[21]。这样近的历史表明，承认好望角植物区系为一个植物区系界是不合适的，因为后者将使人想起古老性和稳定性两者。反之，它仅仅（像其他有地中海型气候的地区）是一个比较大的植物区系界内的一个有意义的省[12]。

马达加斯加

这个巨大的岛屿（74 万 km^2，28.5 万平方英里）的板块构造运动历史是复杂的。在侏罗纪和白垩纪，一个狭窄的海洋逐渐顺时针围绕非洲扩大以后（见图 8.3），马达加斯加仍然附着于印度。大约 9 000 万年前它随着印度向北移动与亚洲碰撞的路上，分离变成一个岛屿。这个漫长的分离时期解释了它的生物区系的高度特有性，它的 4 220 个乔木和灌木物种的 96%是特有的，9 700 种植物和 770 种脊椎动物是特有的。

马达加斯加早期的生物区系是与印度的相似的，描述于下。由于莫桑比克海峡在最窄点只有 380 km（240 英里）宽，它不可能是非洲有花植物逐步拓殖马达加斯加的一大阻限，而马达加斯加的植物区系的散布表征提示它们大多数通过风散布进入。然而，许多非洲哺乳动物要穿越，海峡分明是太宽了。

土著的陆栖哺乳动物区系由 101 个物种组成，几乎全部属于 4 个类群：食虫目、灵长目（狐猴）、食肉目和啮齿目。在这每个类群中，马达加斯加的物种全属于一个单独的世

系。（其他自然到达岛屿仅有的是一种侏儒河马，在更新世时变得绝灭了，和一种河猪。）分子技术的使用肯定了这种格局，并且提示这些不同的哺乳动物类群从它们的非马达加斯加的祖先趋异的年代有异[22]。例如，狐猴在6 600万至6 200万年前趋异了，而食肉目仅在2 400万至1 800万年前趋异了。因为这4个类群也是非洲哺乳动物区系的一小部分，这种图景提示这些哺乳动物通过竞赛散布（见第68页），在不同时间穿越莫桑比克海峡来到。最早是马达加斯加蛙属（*Ptychadena*）通过越洋散布到达该岛[23]（出乎意料，因为薄皮肤的两栖类被认为不耐受海水的），而第二的是变色蜥蜴，可能是在马达加斯加进化，并从那里散布到非洲和其他海洋岛屿的[24]。

不管这种简单的画面，必须注意的是丽鱼科淡水鱼类的两个世系在马达加斯加的存在提出了问题。分子研究显示这些丽鱼科鱼类与印度的，而非非洲的最近缘[25]。然而，这两个区域的丽鱼科之间的趋异年代是2 900万至2 500万年前，要是它们是分替进化的结果，那就太晚了。看看未来的工作怎样解决这个谜团将是有趣的。

印度和东南亚

因为它在侏罗纪与冈瓦纳分离，在有花植物、有袋类或有胎盘类进化以前，所以印度的生物区系在那个时候是和冈瓦纳的其余部分相似的——有恐龙和进化级别比有袋类和有胎盘类原始的早期类型的中生代哺乳动物（由于这些原始类型在中生代的世界是广布的），和一个寒温带植物群。在马达加斯加岛分裂开来以前，印度可能从非洲通过马达加斯加得到早期的有花植物，但是然后那个过程必定停止了，由于印度这个大岛屿向北漂移。最终，随着它接近并终于与亚洲大陆在中始新世碰撞，印度必定逐渐接受越来越多的来自亚洲的有花植物。在那次碰撞以后典型的印度或冈瓦纳类型的花粉在东南亚出现，有分明的证据[26]。这些新的被子植物取代东南亚的从前植物区系的许多物种，而存活的那些今天在两个区仍旧都存在，形成印度－太平洋植物区系界，并且也远远向东扩展进入太平洋的群岛。东南亚和中国的雨林，在中第三纪全球变冷以后也从亚洲的中纬度接受了许多对霜冻敏感的植物。一个相似的过程导致了巴拿马地峡完整以后对霜冻敏感的北方植物在南美洲北部的出现。结果南美洲和中国的森林成分的相似性，时常称为“太平洋两岸”成分，因此是这些植物在北半球的两端向南迁移的结果，而非如同一些泛生物地理学者提出的那样（见第356页）作为某种“太平洋基线”的证据。

概念专栏9.2 在两个世界之间——华莱士区

在亚洲和澳大利亚两个大陆之间的一系列岛屿，包含亚洲有花植物和有胎盘类哺乳动物与澳大利亚有花植物和有袋类哺乳动物之间的过渡。对于植物生物地理学家，整个区域是印度－太平洋植物区系界的马来西亚省，它向东延伸包括新几内亚和太平洋岛屿的大多数。另一方面，动物学家发现新几内亚含有有袋类，但是有胎盘类很少，并且有一个优势的澳大利亚鸟类区系。动物地理学家艾尔弗雷德·拉塞尔·华莱士在19世纪提出一条动物区系分界线，后来

叫做华莱士线，它把优势亚洲鸟类区系与比较东面的优势澳大利亚鸟类区系分开。这条线的走向靠近亚洲大陆架，在过去被承认作为东洋和澳大利亚两个动物地理区的边界。然而，在亚洲大陆架和澳大利亚大陆架之间的区域，事实上包含相对少的任何种类的哺乳动物。后来动物地理学家提出华莱士线的6种不同变体[28]。这条线究竟划在哪里的争论，直到最近才将注意力转向该区域本身，即两边的动物或植物能够进入或者跨越这个岛屿格局的程度。因此，最好是把东洋和澳大利亚动物（区系）区的边界划在大陆架上，如同其他动物区那样，并且除去一些早期生物地理学家命名为“华莱士区”（Wallacea）的中间区域（图9.10）。

华莱士区的生物地理学问题不是从现代地图简单一看就能直截了当地了解的。苏拉威西岛提供了一个例子，它有多样的哺乳动物区系和复杂的地质起源[29]。岛屿的西部直到它在始新世裂开之前都是加里曼丹的一部分，它可能是东边岛屿和新几内亚的亚洲植物的一个主要来源[26]；相反，苏拉威西的东部原来是澳大利西亚的碎片，并且只是在早中新世连接该岛的其余部分。加里曼丹和苏拉威西之间的望加锡海峡今天是104 km（65英里）宽。该岛有多种哺乳动物区系，包括蝙蝠、大家鼠、鼩鼱、眼镜猴、猴、豪猪、松鼠、香猫、猪、鹿和一种化石侏儒象。这些的许多是特有的，并且还未被人类认知。它们大概在更新世穿越望加锡海峡，那时海平面低，海峡宽度减少到仅40 km（25英里）。虽然在苏拉威西发现的哺乳动物类型有的见于更东面的岛屿，但是多数大概是由人类带到那里的，只有蝙蝠和大家鼠看来做过了这种没有帮助的额外旅行。苏拉威西也是华莱士区中亚洲和澳洲哺乳动物之间自然重叠的惟一岛屿，因为它包含袋貂的两种。（袋貂是散布到华莱士区的仅有有袋类，也见于若干其他岛屿。）

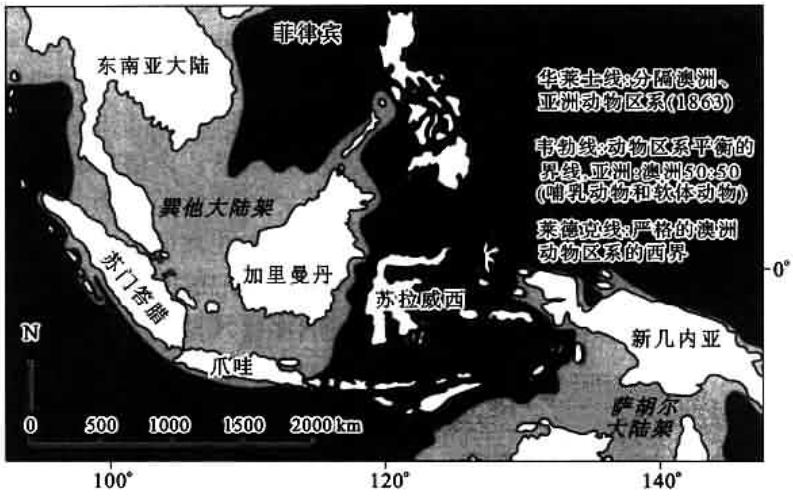


图9.10 印度尼西亚群岛地图。大陆架示为浅色，深海示为深色。示出三条动物区系划分“线”并说明，“华莱士区”是位于华莱士线和莱德克线（Lydekker's Line）之间的区域。（依Moss & Wilson[29]）

与亚洲碰撞之前印度在白垩纪和古新世的哺乳动物区系是不知道的，令人遗憾。但是它后来必定被亚洲的有胎盘类哺乳动物迅速拓殖了。后来印度/欧亚大陆和非洲之间的哺乳动物交流的历史上面叙述了（见第220－221页）。大约300万年前，一个相似的干旱度的增加，与喜

马拉雅山的隆升有关，造成印度次大陆的北部变得更加干燥，并且导致诸如马类、羚羊和骆驼等游牧哺乳动物和大象的数量增加[27]。

澳大利亚

澳大利亚的生物区系的表征和生物地理学关系是世界上任何区中最不寻常和有趣的，而对它们的解释需要对大陆移动、气候变化和生物群散布之间的相互作用有非常有效的了解[30—33]。

如同在第 8 章（见第 195—198 页）讨论的那样，澳大利亚在白垩纪得到它第一批哺乳动物和有花植物，那时它仍然连接南极洲（见图 8.3）。两个大陆大约在 9600 万年前开始分裂开来，但是开头它们分离得十分缓慢，并且依旧是一个单一的天气系统的部分，因此南极洲同样享有它比较北面的邻区得到的热量。澳大利亚仅仅在始新世 4600 万年前开始比较迅速地向北移动，到早渐新世大约 3500 万年前，两个大陆已经分离开使得冷的深水环极流和西风带足以确立起来。此时与澳大利亚的温暖隔离了，南极洲变冷，冰盖开始形成，现在从围绕澳大利亚的比较凉的海蒸发更少，减少了大陆上的降雨，因而增大了它的干旱荒漠区域。

澳大利亚原来的早第三纪植物群是古老的南冈瓦纳植物群，适应于潮湿环境，并包括许多具柄果针叶树和蕨类。这个植物群的有花植物包括南山毛榉属，和仍旧主要局限在冈瓦纳碎片上的科（见上文），形成一种低多样性的湿润温带森林。然后，在始新世开初，在广泛海浸以后，一种热带植被突然出现，包括一种森林，它的成分与今天见到的任何森林都不像[33]。这个植物区系，它的海洋边缘包括红树林沼泽，提示气候是继续温暖和潮湿的。古老的寒温带南山毛榉森林现在主要局限于澳大利亚的东南部，但是大陆继续向北漂移和变凉，它们逐渐扩散回去，进入更北部的地区。

在那个时候，现代澳大利亚表征的“硬叶”植物区系尚未出现，因为它只是后来在第三纪才进化成。这时澳大利亚的气候随着大陆继续向北移动进入低雨量的 30°S 高压带，开始变得干燥得多（见图 5.9）。这种“硬叶”植物区系的植物生长缓慢，有规则地停止生长，并且由小、宽、常绿的革质叶组成的叶总面积小。这种植物区系的植物似乎从雨林植物区系进化而来，因为所有具有硬叶的比较大的科也见于雨林，并且大约 45%的硬叶属是澳大利亚特有的。最引人注意的、最成功的硬叶类型是桉树属（*Eucalyptus*，桃金娘科），包括大约 500 个物种，和山龙眼科。硬叶植物区系是尤其适应澳大利亚的不平常的土壤，土壤高度风化和营养矿物质低：例如半干旱区域的土壤只有别处相应土壤的一半的氮和磷含量。这是因为澳大利亚的山脉主要是古老的（大约 2 亿年）并且只位于东海岸，因此很少有能够在大陆广大辽阔的平坦土地上添加新沉积和矿物的侵蚀。

干旱度和作为生态的正规部分的高热迹象继续增加而进入中新世。在澳大利亚中部，这导致含有多种金合欢属（*Acacia*，豆科）的开阔草地和稀树草原的出现。到上新世末，桉树属森林变成了干燥的、不湿润的硬叶森林，而开阔的、干旱的疏林和草地占优势起来。

雨林和硬叶林虽然一度覆盖了澳大利亚大得多的面积，但是它们今天仅在孤立的、分散的区域见到，这种板块构造的和气候的历史因此解释了为什么。全部这些因子的结合，使澳大利

亚成为所有大陆中最干燥的，它的2/3区域年降雨不足500 mm（19.5英寸），1/3区域不到250 mm。

澳大利亚的哺乳动物也适应了这些气候和植被的变化。澳大利亚有袋类的早期历史尚不知道，因为它们最早的化石是中中新世的，在那个时候食草的澳大利亚动物的大多数是啃食的。只是在上新世现代动物区系才出现，主要由牧食动物（尤其是多样的大袋鼠和小袋鼠）组成，它们靠广阔草原为生。在澳大利亚的隔离中，有袋类辐射形成大量种类，占据在别处由有胎盘类充填的生态位。大家鼠、小家鼠、松鼠、跳鼠、鼹鼠、獾、食蚁兽、猫类、狼类和熊类的有袋类等价物，全都看起来很像它们的有胎盘类亲属。只有大袋鼠不像它的有胎盘类等价物马。澳大利亚－南极洲也看来是现生鸟类的主要类群鸣雀类或者鸣禽类原始的家（见第332页）。

澳大利亚的硬叶植被是营养低而威慑食草动物的有毒化合物高的。这对压低食草动物种群密度的作用由帚尾袋貂（*Trichosurus vulpecula*）表明，它的密度在新西兰的不同植被上比在本土的澳大利亚高5到6倍[34]。低营养对澳大利亚食肉动物的影响和对它的食草动物大小的影响业已提及（见第224页）。

虽然澳大利亚永久脱离了它原来的冈瓦纳关系，但是它向北移动进入太平洋最终把它带到接近一条古大海沟的北缘（见图2.8），那里老的洋壳物质在下沉中。这种比较轻的物质因此终于构成澳大利亚大陆北缘的基底，造成它从中中新世以后的上升，并形成新几内亚的山脉。这些山脉提供一个高而凉爽的环境，今天是地球上最潮湿的区域，虽然它紧邻最干燥的大陆。这些山区被澳大利亚的雨林植物群拓殖，包括南山毛榉属，而新几内亚的周围低地由亚洲和澳大利亚植物的混合群拓殖。亚洲有胎盘类哺乳动物也开始向东扩散，但是除了空中的蝙蝠，只有大家鼠自然扩散远至澳大利亚，在那里它们的50个物种现在占澳大利亚陆栖哺乳动物区系的50%。人类大概在大约4万年前到达澳大利亚，而家犬（野狗的祖先）大约在3 500年前由人类带入。

新几内亚的北半部由区域镶嵌而成，这些区域一度是西太平洋岛弧，但是与新几内亚碰撞并且在最近4 000万年与它结合了。某些昆虫物种表明一种分散、间断的、那个地区特有性的格局。这提示了它们占据的区域原来是岛屿的位置，因此昆虫在岛屿合并进新几内亚之前、之时和之后都在这些地区[35]。然而，这些以前的岛屿的地质学（和土壤）是不同于周围地区的，因此也可能正是这些局部条件鼓励了物种形成，而非它们代表镶嵌在地方景观中的“诺亚方舟”（见第357页）。

新 西 兰

虽然现在由宽1 500～2 000 km（930～1 250英里）的塔斯马尼亚海与澳大利亚隔开，但是新西兰有一部自从1亿1 500万年到8 500万年前晚白垩纪时从冈瓦纳分裂开来的复杂历史。起初，新西兰被逐渐侵蚀，因此到晚渐新世时它仅由分散的低矮群岛组成。然而，一个板块边界那时在附近形成，导致2 300万年和200万年前之间中新世和上新世时的造山，接着气候变凉，引起冰川时代的广泛冰川作用。由于这些新西兰的植物区系现在是十分贫乏的。

这段历史使新西兰的植物区系和动物区系的解释成为一个有趣的战场。一方面是分替论的

“泛生物地理学”拥护者，对于他们来说分散、间断的分布格局是一个最初单一的原产地后来破碎的结果，因此现在新西兰生物区系的成员仅仅是原来生物群的后裔。在另一方面是散布论的拥护者，这些格局对于他们却是生物在阻限形成后穿越居间阻限的结果。（关于这一争论的讨论见第 14 章第 342－344 页。）多数新近的研究偏向散布论[36,37]。例如，塔斯马尼亚大学的迈克·波尔（Mike Pole）[38]讨论了岛屿维管植物区系的起源。最早的植物群来自晚白垩系，其性质反映了那时新西兰的寒冷的高纬度位置特点，而来自中新世的完整记录包括雨林或硬叶林/疏林的植物群表征（到那时岛屿业已极其隔离）。这个中新世植物群必定是从澳大利亚散布来的结果，澳大利亚那时也有这种气候和植物群，但是像比较早的植物群，它与今天的新西兰的植物区系十分不相像。它的中新世植物群看来因上新世/更新世交界时气候变冷大体变得绝灭了。它的现代植物区系看来是从澳大利亚往往多次长距离散布的结果，散布得到了南极洲周围强有力的西风的帮助，接着是成功的移入者在新西兰内大辐射。

在另一方面，分子种系发生结果也提示少数植物与流行的风和洋流相反向西散布到澳大利亚和新几内亚了。这些植物可能是长距离飞行的海鸟散布的结果。一个甚至更令人惊奇的结果提示，小的葡萄有花植物 *Tetrachondra* 属从南美洲散布到新西兰，然而这可能不是直接穿越现在分隔两个区域的大洋。南山毛榉属的化石乔木已在南极洲（500 万到 200 万年前）上新世沉积物中发现，因此这个大陆可能提供了一个中间的汀步。

作为所有这些因子的结果，新西兰植物区系在物种水平是高度特有的（它的近 2 500 个物种的 86％是特有的），但是没有一个特有的科，因为还没有足够时间让这发生。这种植物区系也表明，在一些植物上特有性尤其高，诸如蕨类和兰科与铁心树属乔木等，所有这些都是遥远岛屿的植物区系的表征，如同有些草本进化成特有乔木的事实那样（见第 7 章第 172－173 页）。

新西兰具有若干个属的植物或动物，它们的性质或者化石记录或分子记录提示，它们可能是新西兰原来的、漂移前的生物群的一部分。这些包括南山毛榉属乔木、被子植物辛辣木科和尼德属（*Knightia*）、某些南洋杉属和具果柄的针叶树、不会飞的恐鸟和也许几维和楔齿蜥（*Sphenodon*）。这样看来群岛的有的部分可以总是保持浮出海面。这场有趣的争论可能会持续一些时间。

西印度群岛

虽然在表面上它们的地理位置相似，都处在两个大陆之间（图 9.11），但加勒比海的岛屿并不存在与华莱士区的岛屿同样迷人的问题（见上文），因为它们不是位于有完全不同的动物区系和植物区系的两个大陆之间。相反，它们提出了一个不同的，有趣的问题：它们的动物区系和植物区系主要是分替的结果，在因比较大的“原安的列斯”（proto-Antillean）陆块破裂而产生的岛屿上进化，还是由邻近大陆散布的结果？这个问题和这个地区的地质历史已由美国生物地理学家布莱尔·赫奇斯（Blair Hedges）评述[39]。

开始仅仅作为南美洲和北美洲之间的间隙的加勒比地区现在怎样呢（图 9.12）？在这个间隙中有中大西洋扩张脊向东造成的和东太平洋扩张脊向西造成的扩张的对立。这种扩张的一部

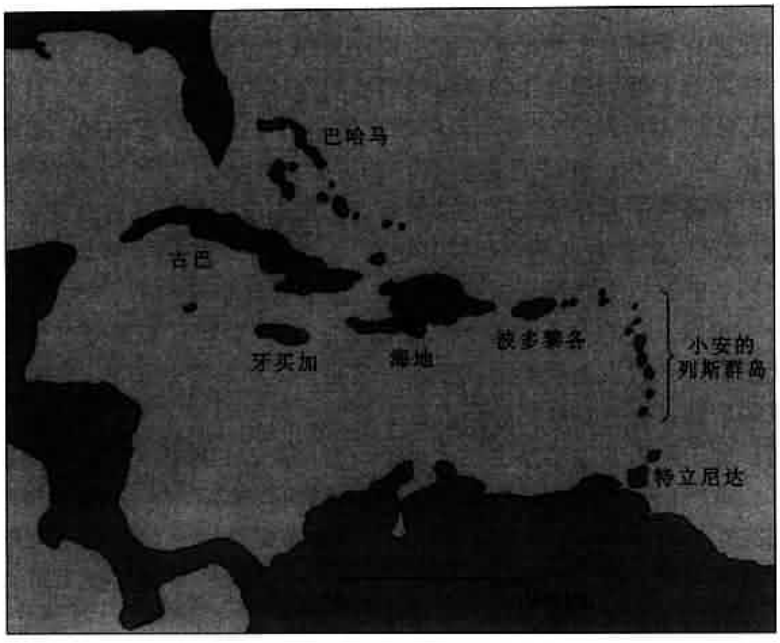
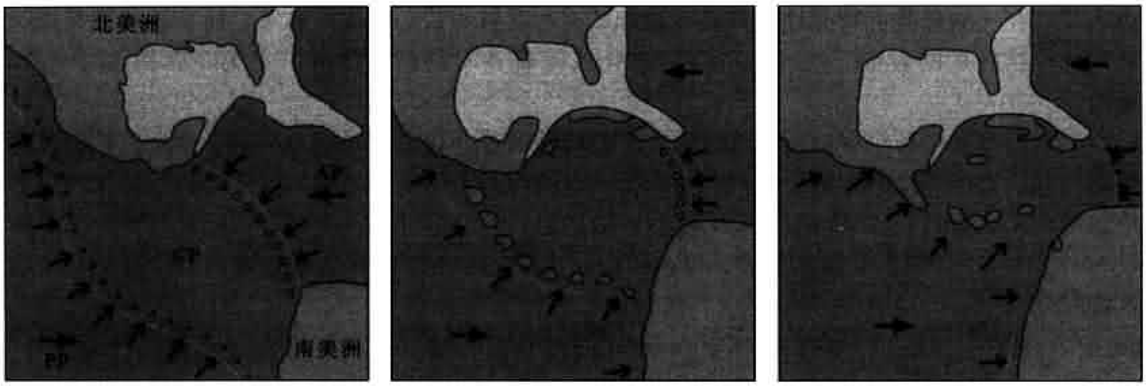


图 9.11 西印度群岛地图



晚白垩纪，7 500 万年 *　　始新世，5 000万年　　早中新世，2 000万年

图 9.12 西印度群岛的形成。中间灰色，干燥陆地；浅灰色，浅水；深灰色，深水。粗箭头示板块移动（AP，大西洋板块；CP，加勒比板块；PP，太平洋板块）。细箭头示洋壳消弭之处，导致火山岛的出现。（依 Huggett[56]，经 Taylor & Francis Books Ltd. 许可）

分由一条东面的海沟承接，老的海底在那里进入地球深处消失，并且这伴随着火山活动和一条火山链的形成（图 9.12）。由于南、北美洲向西移动，这整个系统变得落在后面，处于更东面的位置，并且今天形成了小安的列斯岛屿链（见图 9.11）和海沟系统，大西洋板块海底继续在那里消弥，而且它标志着新的小的加勒比板块的东界。随着这一过程的发生，一个新的海沟

* 原文误作 750 mya。——译注。

和火山岛系统形成在西面，东太平洋扩张中心所产生的海底消弥在那里，这标志着加勒比板块的西界，并且它的火山群岛逐步接合形成巴拿马地峡，连接了南、北美洲（图 9.13）（见下文，第 232 页）。由于南美洲接近北美洲，在早新生代也有一个向北移动的组分，造成大安的列斯群岛（古巴、牙买加、海地和波多黎各等大岛）出现在加勒比板块的北部边缘。

要确定群岛的哪个岛屿或者哪些部分在特定时间是在海平面以上，那是令人遗憾地非常困难的，因为这是火山活动的次数和强度，上升和侵蚀的过程以及海平面的变化等多种复杂相互作用的结果（在 3 200 万年前渐新世开始时海平面下降达 160m!）。因此对加勒比群岛历史的了解比对夏威夷群岛的历史（见第 174 页）贫乏得多。但是这个群岛复合体的生物地理学历史的一个独特方面是，它们大概几乎完全被白垩纪末一颗大彗星或流星的撞击消灭了生物。这颗星体落在墨西哥尤卡坦，离加勒比海的中心仅 1 600 km（1 000 英里），相关的震波、火球和海啸波浪在加勒比群岛上即使留下了活的动物或植物也不多。

岛屿作为独立单位而非分裂或合并的出现或消失的地质性质（除海地外，它看来是通过南、北两半碰撞形成的），本身使在那里见到的动物物种可能通过水上散布到达而非分替，接着独立进化。（有关这两种对立现象的讨论，见第 14 章，第 342－344 页。）如同赫奇斯指出那样，加勒比群岛的动物区系的性质强烈支持这种解释。岛屿的生态多样性是大体基于一个比较小数量的高级类元的辐射，有的高级类元含有大量物种。这提示少数迁入者发现它们处在缺少正常竞争者的环境之中，可以机会主义地进入空旷的生态位多样化。

这些辐射的结果给人深刻印象。蛙类的细趾蟾科辐射成 144 个物种，它们中除 2 个物种外全都是该群岛特有的。蜥蜴的蛇蜥科、鬣蜥科、壁虎科和巨齿蜥科（teiid）产生了 315 个物种，它们除 15 个物种外全是特有的。蛇类的游蛇科、船脊蛇科（tropidophid）、盲蛇科和蟒蛇科产生了 102 个物种，它们中除 8 个物种外全是特有的。这些数字给人深刻印象，但是必须记住这些物种分布在小安的列斯的 29 个岛屿加上大安的列斯的 4 个较大的岛屿上。大多数物种局限于一个岛屿，并且往往在该岛的一个小区域内。也有一个平行进化的有趣例子，在生活在大安的列斯的乔木上的安乐蜥属（*Anolis*）蜥蜴上看得最清楚。生态学家根据身体形状，肢节比例等表征的不同区分了这种蜥蜴的 6 个形态类型，每个类型占据树的一个不同部分（树冠；树桠；树干的上、中、下部；或者在地上或矮灌木上）。古巴和海地包含了全部 6 个类型，波多黎各有 5 个，而牙买加有 4 个类型，但是在每个岛上每个类型由一个不同的、独立进化的物种代表，这样在 4 个岛上总共就有安乐蜥属的 21 个物种。

西印度群岛含有两栖类和爬行类近 600 个物种，属于大约 75 个不同的进化世系。这些当中，49 个是与南美洲的类元有关，只有 4 个与北美洲的类元有关。这个格局大概是在加勒比海区域内散布的结果，在区域内洋流和气流（时常飓风强度）两种格局都从东往西。南美洲北部的大河，比如奥利诺科河，注入加勒比海的东部，并且可能起了承载两栖类和爬行类的漂筏来源的作用。相反，加勒比地区的 425 个鸟类世系的大多数与北美洲的鸟类世系有关，也许因为加勒比群岛并不包含与南美洲的相似的环境及其繁茂的植被和雨林。最后，独有的南美洲哺乳动物的成员地懒、豚鼠类和西半球猴也进入了加勒比群岛，在那里它们进化成特有的属和物种。

赫奇斯指出这种地质的和生态的画面提示，这些陆栖脊椎动物通过散布而非分替到达西印度群岛，而这得到这些世系的趋异年代的支持。血清白蛋白的蛋白质氨基酸序列有显著稳定的

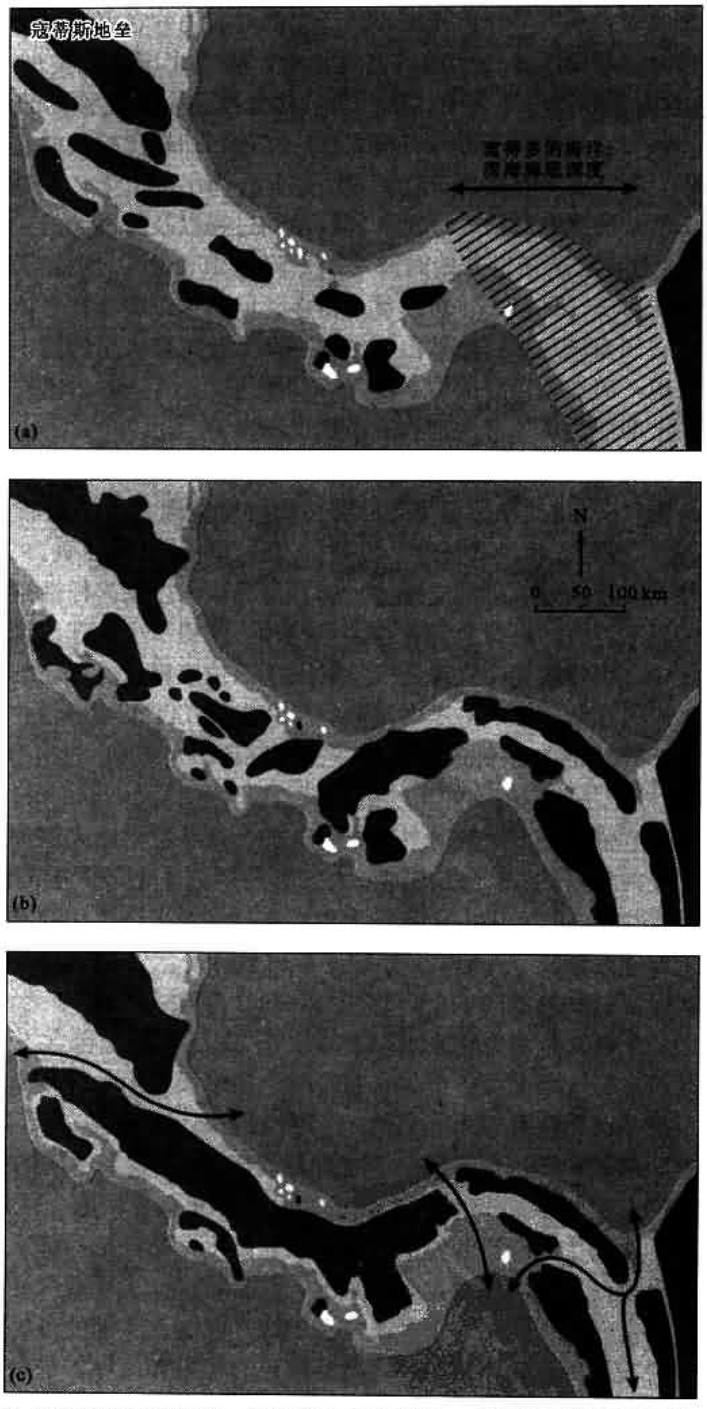


图 9.13 巴拿马地峡的形成。深灰色示干燥陆地，浅灰色示浅海沉积物，平行斜线示深海沉积物。(a) 中中新世，16 至 15 百万年前；(b) 晚中新世，7 至 6 百万年前；(c) 晚上新世，约 3 百万年前。(自 Coates & Obando[57]，经 the University of Chicago Press 许可)

进化速率，研究它的趋异顺序的分子方法（见第 326 页）提示，这些世系在第三纪中期不同时间趋异。在这个时代，关于加勒比的古地理学的地质证据表明，它的大的和小的岛屿的格局类似今天的格局，尽管不是一模一样。因此，这个证据并不支持曾有移入者通过后来瓦解成独立岛屿的陆桥来到该地区的建议，因为这样一种格局代之将引起趋异年代簇聚在相当于陆桥瓦解的年代前后。

于是西印度群岛提供一幅迷人的图画，画中地质的、动物区系的和分子的研究似乎集中到关于散布进入并且贯穿一个历史复杂的地区这一令人信服的故事。它也是与印度尼西亚（东印度）或者“华莱士区”（见上文，专栏 9.2）的一个有趣对比，在那里邻近的大陆的历史是十分不同的。

南 美 洲

今天南美洲的哺乳动物区系，是以有几种有袋类（负鼠）和贫齿目有胎盘哺乳动物（树懒、犰狳和南美食蚁兽）为表征，它们是别处难得有的。在其他方面，似乎与别的大陆的哺乳动物区系十分相似，因为它包括了有胎盘类的大多数目的成员（见表 9.1）。然而，这大概是因为晚白垩纪的绝灭和迁入的浪潮，这些绝灭和迁入大多数是由于联系南美洲和北美洲的巴拿马地峡的完成。但是，两个大陆之间的这种关系只是在最近 7 000 万年间它们之间的三次关系的最新近的一次，那是它们的板块构造关系的变化造成的[40]。

晚白垩纪/早新生代

如同上面加勒比群岛起源的叙述中讲到那样，早在早白垩纪两个美洲向西移动时在那个地区就有岛屿。这些岛屿大概是一些北美洲恐龙向南散布通过的路线，由有袋类和有胎盘类的早期类型伴同（见第 194—195 页）。到早新生代，这些有胎盘类在南美洲进化成了不寻常的食草有蹄类 22 个科，加上贫齿类（食蚁兽、树懒和犰狳），而有袋类进化成现代的负鼠。但是这不是单行道，因为在最早的新生代，南美洲哺乳动物的 10 个不同类群和一种巨大的没有飞行能力的鸟类出现在北美洲。它们穿越加勒比板块可能得到了那时的海平面低的帮助，那可能把火山岛屿链变成两个大陆之间的临时地峡。

新生代后期

这个早期的动物群后来有两个别的南美洲类群西半球猴和豚形啮齿类（后者包括豚鼠和水豚）的祖先加入。在那里这些动物最先在晚渐新世出现，但是由于南美洲哺乳动物的化石记录在早渐新世存在缺失，因此它们更早到达也是可能的。它们像早期哺乳动物，可能在加勒比板块两端的任一端的岛链上从北方到来，板块在向东移动，由扩张中的太平洋板块从西面推动（参见图 9.12）。但是，因为两个类群的最密切的现生亲属生活在非洲，也曾提出它们可能来自那个大陆，或许通过沿中大西洋脊的火山岛链，脊位于巴西东北部和西非之间那时狭窄的南

大西洋的中途。

这种状况提供了一个激烈论战多年的、有趣的生物地理学难题[41]。某些学者认为非洲和南美洲的啮齿类和猴类从早期的、广布的、比较原始的祖先独立地进化，并且它们从北美洲进入南美洲。这种解答的问题是：丰富的北美洲早新生代哺乳动物群，不包含南美洲猴类的任何可能祖先和南美洲豚形啮齿类任何普遍可接受的祖先。结果，最新近的工作赞同穿越南大西洋的路线。

所有这些哺乳动物生活的南美洲大陆，有热带和亚热带两种森林，还有偶尔生长乔木和灌木的开阔稀树草原。稀树草原尤其是大量南美洲食草有蹄类得以进化的环境，但是，如同上述（见第214页），因为某种原因，这并不导致许多林栖的陆生食草动物的进化。

自从中白垩纪南美洲从非洲分离以来，它往西向一条位于南太平洋东部的海沟移动。沿着这条海沟，老的东太平洋海底被吸收回地球（见图2.7）。当南美洲最终到达这条海沟，这种板块运动造成火山和地震活动。直到近来还认为这是安第斯山脉出现的惟一原因，并且这是这个大陆在新生代经历的气候和生态变化的原因。然而，图景现在看来更为复杂。虽然火山活动在南部大约4000万年前开始了，但是这开头没有导致造山运动，因此它不是那时该区域草原出现的原因。此外，在玻利维亚和秘鲁，在那时升起的中安第斯山脉不是由于火山活动。最东北部的安第斯山是最后出现的，大约在1100万年前。不论它们是什么原因，所有这些山脉的升起，必定引起南美洲西部河流流向的逆转，并且导致该地区的生物群的分替进化。这也是寒温带植物作为从北方散布来的成分最先在南美洲北部出现的时间。

晚新生代/更新世

在它们向西移动外，南、北美洲从中始新世到中中新世也大致移近了300 km（185英里）。到中中新世以后，沿着加勒比海板块的西缘海平面逐步变浅，火山岛形成并扩大产生一个越来越完全的两大陆间联系（见图9.13）。这种联系的第一个生物地理学证据来自晚中新世和早上新世，那时两个科各从一个大陆穿越这个岛链到达另一个大陆。巴拿马地峡大约在300万年前中上新世首次成为完整的陆桥。

对上新世南美洲的生物群有大的影响的另一个事件，是安第斯山的最后抬升，它们的高度从2000 m（6500英尺）翻倍到4000 m（12000英尺）。结果，在巴拿马陆桥完成以后发生的南、北美洲的动物区系的广泛混合的同时，南美洲大陆也发生了一次深刻的生态变化。地质学和生物地理学在所谓美洲大交流（Great American Interchange）中复杂的相互作用，特别由美国古生物学家拉里·马绍尔（Larry Marshall）和戴维·韦布（David Webb）值得称赞地详细分析了[42-44]。

每个大陆在美洲大交流前有26个陆栖哺乳动物科，大约16个科从一个大陆散布到另一个。北美洲的29个属向南散布，主要在晚上新世/早更新世，大约250万年前，加上其后大约100万年。同时，南美洲哺乳动物的12个属向北散布（图9.14）。

在两个大陆之间交流的动物群是适应于稀树草原、开阔区域环境的动物群，提示这也是在交流发生时巴拿马地峡连接处的环境。这种推论得到稀树草原典型的若干类型的鸟类和喜旱的灌木现在见于地峡的南北这一事实的支持。古植物学记录表明，那里的环境多半是热带雨林而仅有局部稀树草原，因此这个推论是令人迷惑不解的。可能是在该地区广泛的火山活动产生大

图 9.14　美洲大交流的移居者，名称后的加号表示移居者后来在它的新大陆上变得绝灭了。

量的火山灰创造了开阔的、短命的稀树草原斑块，并且对此有某种干燥热带森林的证据[45]。

虽然两个动物群的迁入比例相似（属的 9%～10%），来自北美洲的迁入者远比来自南美洲的迁入者成功（图 9.15）。在南美洲 85 个现生陆生哺乳动物属（50%）是迁入南美洲者的后裔，而北美洲的相应数字只有 29 个（21%）。毫无疑问，最成功的迁入者是仓鼠科啮齿类，它在南美洲多样化成 45 个属，但是北美洲的科在南美洲的成功也有若干其他科（诸如犬科、斑马科、羊驼科和西猯科）的一份贡献。在南美洲最值得注意的绝灭是特有有蹄类的全部 13 个属的绝灭，它们没有能力应对新的北美洲的食肉动物或者来自迁入的北美洲有蹄类的竞争。已经提出，北美洲哺乳动物比较大的成功，一般可能是因为它们是在整个北半球哺乳动物类群

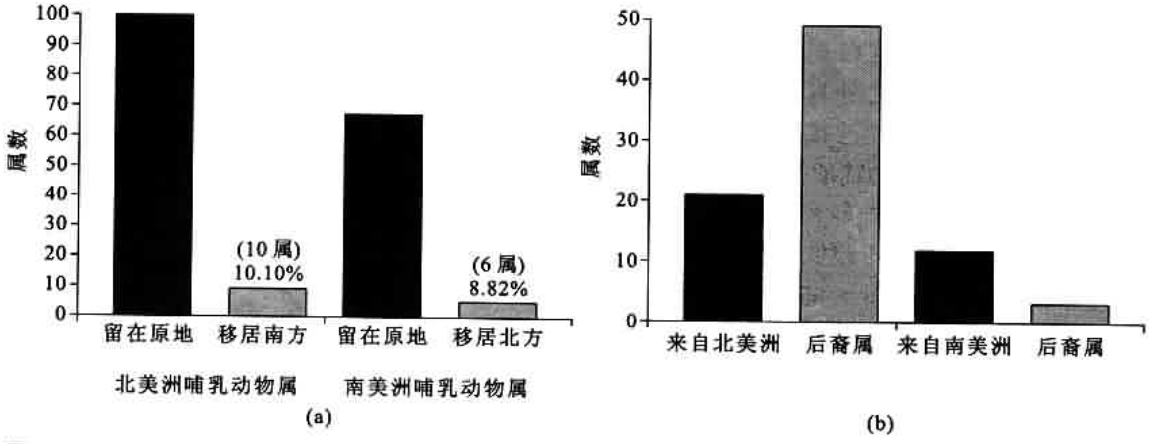


图 9.15　(a) 上新世北美洲和南美洲哺乳动物留在原地的属数和迁往另一大陆的属数对比；(b) 更新世时迁入者的相对成功。深色柱表示到达另一大陆的属数；浅色柱表示迁入造成的属数。(依 Marshall *et al.*[43])

之间的许多百万年的竞争中的存活者，而南美洲的哺乳动物一直受到它们的孤立大陆的保护。北美洲的有蹄类有比南美洲有蹄类比例大的大脑，那也是真的。然而，新近的统计分析提示，个头大小是惟一重要的因子：变得绝灭的类型是比较大的类型，并且碰巧南美洲的哺乳动物是比北美洲大的类型，因此它们更多地变得绝灭了[46]。

南美洲陆生哺乳动物区系转化的最后阶段在更新世。在北半球引起冰川和相伴的生物区系变化的气候变化（见第10章），也在南半球引起许多绝灭。这些绝灭包括大地懒、大犰狳状的雕齿兽，和在北美洲南部短暂出现的、食草的南美洲有蹄类柱齿兽属（*Toxodon*）。此外，从北美洲迁入的柱齿象类和斑马科在北美洲和南美洲都死光了——虽然两者在东半球都存活了。

然而，原来从北美洲散布来的貘和羊驼在北美洲变得绝灭却在南美洲存活了。结果这两个类群现在表现一种间断的、孑遗的分布，它们存活的亲属（貘和骆驼）都见于亚洲。当北美洲温暖时散布到北美洲的南美洲种类，只有极少数能够在那里比较寒冷的环境中存活，或许不令人惊奇：只有负鼠、犰狳和豪猪能够做到这样。

生态和生物地理变化的最后结果因此是一个南美洲哺乳动物区系，显示它从早新生代原始继承的痕迹不多。而今日表征的有花植物科包括旱生的仙人掌科、凤梨科（包括菠萝，并且往往是旱生的）、旱金莲科（包括花卉旱金莲）和番木瓜科（巴婆树）。

北半球：全北区哺乳动物和北方区植物

和南半球的地质和地理历史的复杂性相反，北半球的远为比较一致。虽然陆缘浅海和发展中的北大西洋不时地把北美洲和欧亚的陆地区域再分成不同的格局，但是两个大陆从未远离，因此它们之间的散布通常比较容易。而且，它们的动物区系和植物区系全都在晚近的过去受到冰川时代的严重气候的影响。结果，它们被分为适应温带和寒带的生物区系这两个大区。虽然两个大陆通常是区分为独立的“北美洲”和“欧亚”动物地理区，但是他们有时被看做单一的“全北”区，像植物地理学者的“北方”区（图9.6）。

虽然格陵兰可能在白垩纪末被一条海道与北美洲短时间分开，但是除此之外直到始新世末，从北美洲到欧洲都一直通过格陵兰相连接。那时海平面比较低，因此欧洲的大陆架是干燥的陆地，并且诸如今天的法罗群岛、奥克内群岛、不列颠群岛和斯匹茨卑尔根群岛等群岛，全都仅仅是欧洲大陆比较扩展的部分。格陵兰通过两条不同路线与这个欧洲大陆相连（图9.16）[47]：图尔（Thulean）路线通过冰岛，沿着现已沉没的陆地山脊将东格陵兰连接到欧洲直到始新世末；德吉尔（de Geer）路线从北格陵兰到欧洲大陆的最极端的西北角，这一连接持续到格陵兰在始新世末最终与欧洲分离。

图9.16 北美洲和欧洲之间在始新世的连接。G，德吉尔路线；T，图尔路线（见正文）。（依Tarling[58]）

哺乳动物的早期进化大部分看来发生在这个欧美古

陆，在那里晚白垩纪和早新生代的一系列沉积物中富含哺乳动物化石。灵长类、啮齿类、蝙蝠类、偶蹄类、奇蹄类、食肉类和现代食虫类都是最先从那个区域知道的[48]。虽然欧洲的新生代动物群直到晚古新世才知道，但那时它与北美洲的非常相似；几乎所有欧洲的科在北美洲也知道，并且有些属在两个大陆都见到。在另一方面，北美洲晚古新世科的一些成员是欧洲不知道的，并且两个大陆之间的北部连接处的气候起了一个滤网的作用。在这个时期，亚洲既与北美洲又与欧洲分离。与现生的南美洲负鼠相似的有袋类在亚洲是不知道的，但是到早始新世时在北美洲和欧洲都知道，并且在那两个大陆存活到中新世。

在早渐新世开始了在北方大陆之间的一个不同的关系格局。北大西洋此时把欧洲与北美洲分开了，并且像古马那样的新欧洲类群不能穿越北大西洋到北美洲（参见图 9.5）。在另一方面，位于欧洲和亚洲之间的鄂毕海现在干涸了，也许因为比较多的水分被扩展的南极冰盖封锁起来了[49]。这让一些哺乳动物类群在大约 3000 万年前从亚洲进入欧洲，这导致被称为“大置换”（la Grande Coupure）的欧洲动物区系变化[50]。从此以后高纬度的白令连接是西伯利亚与阿拉斯加之间的惟一路线。

气候变冷在早渐新世开始，逐渐减少了高温植物所占据的面积，并且改变了两个北方大陆的生物区系。它也减少了能够通过白令连接散布的植物的种类，虽然北太平洋至少直到中中新世都是连续的阔叶落叶林的边界。这种恶化也导致北半球裸子植物科松科（松、冷杉、云杉和落叶松）的扩展。有一个时候认为，气候变冷引起白垩纪时在北极进化的“北极第三纪植物群”经过整个北半球，全面向南移动，并且在北美洲东南部和中亚东部幸存到今天，变化不多。然而这个概念没有得到阿拉斯加地区植物区系历史的后来知识的支持。相反，北半球被子植物区系看来以 3 种方式适应晚新生代的气候变化：①通过一些属对改变了的、比较凉的气候的适应；②通过一些属的分布区的限制和它们被其他业已存在的喜爱比较凉的气候的属的替代；③通过喜爱这些比较凉的气候的新的属的进化。总之，我们不能认为过去的生物群落的结构和组成是与今天相似的（见第 201 页）。

北半球的晚新生代低温植物植被的大部分，看来在那里从相同区域内的祖先进化了。因为在这个时间北美洲和欧亚大陆之间植物的交流不多，这两个植物群逐渐趋异了。有过提议说它们同有一个共同的“老第三纪”（Madro-Tertiary）干旱植物群，通过一条低纬度至中纬度的干燥甬道交流。关于植物群的成员在两个大陆趋异的年代的后来工作，以及其亲缘种化石的分布记录，并不支持这个概念，但是迄今也没有任何令人信服的其他解释[51]。

美国植物学家威廉·韦伯（William Weber）[52]新近提供了亚洲和北美洲的山区同有许多有花植物、地衣和苔藓类元的证据，并且相信它们是单一的“北方山岳”植物群的一部分。他相信今天它们的植物区系之间的差异和特有性程度，仅仅是由于这些类元后来的绝灭和分布区缩减。

白令地区的气候的严酷性质，能够在它对北美洲和欧亚之间的动物区系的交流的影响上看到。当气候变得冷了，如同在早渐新世那样，哺乳动物穿越极少。当气候改善，渐新世稍晚一点，许多亚洲的哺乳动物散布到北美洲。这些有的在欧亚内部进化，而有的从非洲散布到欧亚大陆。白令地区的气候最后变冷在中新世开始，并且与那时南极冰川作用的增强有关。从那时以后，散布的大多数哺乳动物是大型的，并且甚至更重要是能耐受比较冷的温度的类型——喜暖种类比如猿类和长颈鹿不能到达北美洲。这种基于气候的排斥变得越来越严厉，直到更新世时只有耐寒种类比如猛犸、北美野牛、山地绵羊、山羊、麝牛和人类能够穿越。西伯利亚和阿

拉斯加之间的最后中断发生在13 000～14 000年前。

不管北美洲区和欧亚区之间的间歇连接的长期历史，每个区都有若干动物类群从未在另一个区存在过，也有其他类群到达了两个区，但是后来在两区之一变得绝灭了。叉角羚、小金花鼠、囊鼠和西韦尔鼠（sewellels）（后三者都是啮齿类）在欧亚区未知，而鼬鼯、野猪、鼠科啮齿类（典型的小家鼠和大家鼠）在北美洲区是没有的。（家猪是人类引入北美洲的，正如小家鼠和大家鼠那样）。马在更新世时在美洲变得绝灭，但是已穿越白令连接，到了欧亚大陆。因此直到16世纪西班牙征服者引入它们，美洲印第安人才知道马。

虽然冰川时代直到上新世末开始，但是逐渐变冷的气候业已对北方大陆的植物群施加了巨大影响。例如，在上新世时欧洲植物群有颇大的变化。虽然60%以上的晚上新世植物群存活，但是只有欧洲早上新世植物群的10%仍旧在那里存活，因此中间的300万年欧洲植物区系急剧现代化，因为它开始适应在更新世冰川时代开始时已经更加寒冷的气候变化。冰川时代清除了北美洲和欧亚大陆实际全部的热带和亚热带的动物和植物。这发生得如此之近，动物区系和植物区系还没有时间发展任何新的、表征性的类群。因为它们也没有任何古老的孑遗类群，比如有袋类，所以把它们与其他区的动物区系区分开来的，是它们的动物区系的贫乏性和耐寒性。许多动物类群是完全没有的，并且在存在的类群中只有比较耐寒的成员能够存活。这些向寒冷的北极纬度甚至逐步变得更少。此外，在北美洲比较高、比较寒冷的落基山脉有相似的动物区系变稀少了。这是高山的动物区系和植物区系的一项普遍特征。

欧亚动物区系被喜马拉雅山和北非和南亚的沙漠几乎完全与南方比较温暖的陆地隔离了，因而难以得到任何渗入者以添加种类。情况最终与西半球大不相同。在早新生代时，在南、北美洲之间难得有任何动物交流，可能因为在两个大陆之间仍然是一个宽广的海洋间隔。在新生代末巴拿马地峡完成之后，许多北美洲的哺乳动物散布到南美洲（见图9.15）。然而，北美洲也被3种南美洲的哺乳动物（负鼠、犰狳和豪猪）成功地拓殖了，一起还有许多鸟类，诸如蜂鸟、模仿鸟和西半球秃鹫。

由于某种原因，植物的情况正相反。北美洲的高温植物在晚白垩纪的气候变冷中存活的不多，而只是在巴拿马地峡存活。中美洲低地植被的大多数相反是南美洲起源，或许因为广大的热带地区产生了众多种类热带植物。北美洲的中温植物拓殖南美洲比较成功，可能使用中美洲比较凉爽的山脊作为它们从落基山到安第斯山的路线。

摘　要

1. 生物地理学者识别现生的哺乳动物和有花植物的相似分布格局，格局中的主要单位是各别的大陆。然而，这种格局是比较晚近的板块构造和气候事件的结果。冰川时代大大减少了北方大陆的动物和植物的种类，而在气候改善时海洋、山脉和沙漠的阻限阻止了它们往北返回。结果，非洲、印度、东南亚和南美洲的热带和亚热带生物区系与欧亚大陆和北美洲的贫乏生物区系非常不同。

2. 澳大利亚早早与冈瓦纳的其余部分分离，并且隔离了很长时间。结果，它的土著有胎盘哺乳动物非常少，但是有袋类众多。因为澳大利亚干燥度逐渐增加，它的传衍自白垩纪南冈

瓦纳寒温带植物群的原始“南极”植物区系，逐渐饰变成一种硬叶植物区系，它又被草原和稀树草原替代。“南极”植物区系因此现在只有一种孑遗分布，从巴塔哥尼亚到新西兰和新几内亚的山脉。

3. 印度尼西亚（东印度）群岛（也称为“华莱士区”）和西印度群岛，都提供复杂历史的迷惑人的例子，两者都位于有不同动物区系和植物区系的大陆之间，都有百万年来从两个来源地的许多生物拓殖的有趣问题。

4. 南美洲也是隔离到仅仅几百万年前巴拿马地峡的形成，它的比较古老的不寻常的食草的有胎盘类和食肉的有袋类哺乳动物，那时由于迁入的北美洲哺乳动物的竞争变得绝灭。南美洲丰富的热带植物区系是比较成功的，并且拓殖了中美洲的低地。

5. 北美洲和欧亚大陆的植物区系，两者都通过进化变化和通过它们的分布格局的变化，适应了晚新生代的气候变化和更新世的冰川时代。

扩充读物

Culver SJ, Rawson PS, eds. *Biotic Response to Global Change: The Last* 145 *Million Years*. London: Natural History Museum, 2000.

Goldblatt P, ed. *Biological Relationships between Africa and South America*. New Haven, CT: Yale University Press, 1993.

Hall R, Holloway JD, eds. *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Leiden: Backhuys, 1998.

Jackson JCB, Budd AF, Coates AG, eds. *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.

参考文献

1 Good R. *The Geography of the Flowering Plants*, 4th edn. London: Longman, 1974.

2 Takhtajan A. *Floristic Regions of the World*. Berkeley, CA: University of California Press, 1986.

3 Darlington P. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. New York: John Wiley & Sons, 1957.

4 Tiffney BH. An estimate of the Early Tertiary paleoclimate of the southern Arctic. In: Boulter MC, Fisher HC, eds. *Cenozoic Plants and Climates of the Arctic*. NATO Advanced Science Institutes Series I, no. 27, 1994: 267-95.

5 Graham A. Development of affinities between Mexican/Central American and northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E, Luteyn JL, eds. *Biodiversity and Conservation of*

Neotropical Montane Forests. New York. New York Botanical Garden, 1995: 11-22.

6 Pickford M, Morales J. Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian peninsula. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 1994; 112: 297-322.

7 Davis ALV, Scholtz CH, Philips TK. Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *J Biogeogr* 2002; 29: 1217-56.

8 Eisenberg JF. *The Mammalian Radiations. An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation and Behavior*. Chicago: University of Chicago Press, 1981.

9 Cristoffer C, Peres CA. Elephants versus butterflies: the ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *J Biogeogr* 2003; 30: 1357-80.

10 Flannery T. The mystery of the Meganesian meat-eaters. *Aust Nat Hist* 1991; 23: 722-9.

11 Milewski AV, Diamond RE. Why are very large herbivores absent from Australia? A new theory of micronutrients. *J Biogeogr* 2000; 27: 957-78.

12 Cox CB. The biogeographic regions reconsidered. *J Biogeogr* 2001; 28: 511-23.

13 Soltis DE, Soltis PS, Nickrent DL *et al*. Angiosperm phylogeny inferred from 185 ribosomal DNA sequences. *Ann Missouri Bot Garden* 1997; 84: 1-49.

14 Conran JG. Family distributions in the Liliiflorae and their biogeographical implications. *J Biogeogr* 1995; 22: 1023-34.

15 Crane PR, Herendeen PS. Cretaceous floras containing angiosperm flowers and fruits from eastern North America. *Palaeoecol Palaeoclimatol Palaeoecol* 1996; 90: 319-37.

16 Springer MS, Cleven GC, Madsen O, de Jong WW, Waddell VG, Amrine HM, Stanhope MJ. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. *Nature London* 1997; 388: 61-4.

17 Gheerbrant E. On the early biogeographical history of the African placentals. *Hist Biol* 1990; 4: 107-16.

18 Kalb JE. Fossil elephantids, Awash paleolake basins, and the Afar triple junction, Ethiopia. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 1995; 114: 357-68.

19 Retallak GJ. Middle Miocene fossil plants from Fort Ternan (Kenya) and evolution of African grasslands. *Paleobiology* 1992; 18: 383-400.

20 Cowling R, Rundel PW, Lamont BB, Arroyo MK, Arianoutsou M. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends Ecol Evol* 1996; 11: 362-6.

21 Richardson IE, Weitz FM, Fay MF, Cronk QCB, Linder HP, Reeves G, Chase MW. Rapid and recent origin of speciesrichness in the Cape flora of South Africa. *Nature London* 2001; 412: 181-3.

22 Yoder AD, Burns MM, Zehr S, Delefosse T, Veron G, Goodman SM, Flynn JJ. Single origin of Malagasy Carnivorafrom an African ancestor. *Nature London* 2003; 421: 732-7.

23 Vences M, Kosuch J, Rodel M-O, Lötters F, Channing A, Glaw F, Böhme W. Phylogeography of *Ptychadena mascariensis* suggests transoceanic dispersal in a widespread African-Malagasy frog lineage. *J Biogeogr* 2004; 31: 593-601.

24 Raxworthv CJ, Forstner MRJ, Nussbaum RJ. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature London* 2002; 415: 784-7.

25 Vences M, Freyhof J, Sonnenberg R, Kosuch J, Veith M. Reconciling fossils and molecules: Cenozoic divergence of cichlid fishes and the biogeography of Madagascar. *J Biogeogr* 2001; 28: 1091-9.

26 Morley RJ. *Origin and Evolution of Tropical Rainforests*. New York: Wiley, 1999.

27 Singh G. History of aridland vegetation and global climate. *Biol Rev* 1988; 63: 156-90.

28 Simpson GG. Too many lines; the limits of the Oriental and Australian zoogeographic regions. *Proc Am Phil Soc* 1977; 121: 107-20.

29 Moss SJ, Wilson MEJ. Biogeographic implications of the Tertiary palaeogeographic evolution of Sulawesi and Borneo. In: Hall R, Holloway JD, eds. *Biogeography and Geological Evolution of SE Asia*. Leiden: Backhuys, 1998: 133-63.

30 Keast A, ed. *Ecological Biogeography of Australia*, Vols Ⅰ－Ⅲ. The Hague: Dr W. Junk, 1981.

31 Gressitt JL, ed. *Biogeography and Ecology of New Guinea*, Vols Ⅰ and Ⅱ. The Hague Dr W. Junk, 1982.

32 Whitmore TC, ed. *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Oxford Monographs on Biogeography no. 4. Oxford: Clarendon Press, 1987.

33 Beadle NCW. Origins of the Australian flora. In: Keast A, ed. *Ecological Biogeography of Australia*, Vol. I. The Hague: Dr W. Junk, 1981: 407-26.

34 Tyndale-Biscoe CH. Ecology of small marsupials. In: Stoddart DM, ed. *Ecology of Small Mammals*. London: Chapman & Hall, 1979: 342-79.

35 Polhemus DA. Island arcs, and their influence on IndoPacific biogeography. In: Keast A, Miller SE, eds. *The Origin and Evolution of Pacific Island Biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and Processes*. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996: 51-66.

36 Winkworth RC, Wagstaff SJ, Glenny D, Lockhart PJ. Plant dispersal N. E. W. S. from New Zealand. *Trends Ecol Evol* 2002; 17: 514-20.

37 Arensburger P, Buckley TR, Simon C, Moulds M, Holsinger KE. Biogeography and phylogeny of the New Zealand cicada genera (Hemiptera; Cicadidae) based on nuclear and mitochondrial DNA data. *J Biogeogr* 2004; 31: 557-69.

38 Pole MS. The New Zealand flora-entirely long-distance dispersal? *J Biogeogr* 1994; 21: 625-55.

39 Hedges SB. Historical biogeography of West Indian land vertebrates. *Annu Rev Ecol Syst* 1996; 27: 163-96.

40 Marshall LG, Sempere T. Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, strati-graphic, and tectonic context. In: Goldblatt P, ed. *Biological Relationships between Africa and South America*. New Haven, CT: Yale University Press, 1993: 329-92.

41 George W, Lavocat R, eds. *The Africa-South America Connection*. Oxford Monographs on Biogeography no. 7. Oxford: Clarendon Press, 1993.

42 Marshall LG. The Great American Interchange-an invasion-induced crisis for South American mammals. In: Nitecki MH, ed. *Third Spring Systematic Symposium: Crises in Ecological and Evolutionary Time*. New York and London: Academic Press, 1981: 133-229.

43 Marshall LG, Webb SD, Sepkoski JJ, Raup DM. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science* 1982; 215: 1351-7.

44 Webb SD. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: Stehli FG, Webb SD, eds. *The Great American Biotic Interchange*. New York: Plenum, 1985: 357-86.

45 Burnham RJ, Graham A. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Ann Missouri Bot Garden* 1999; 86: 546-89.

46 Lessa EP, Fariña RA. Reassessment of extinction patterns among the Late Pleistocene mammals of South America. *Palaeontology* 1996; 39: 651-9.

47 McKenna MC. Cenozoic paleogeography of North Atlantic land bridges. In: Bott MHP *et al.*, eds. *Structure and Development of the Greenland-Scotland Ridge*. New York: Plenum, 1983: 351-99.

48 Cox CB. Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *J Biogeogr* 1974; 1: 75-94.

49 Zachos JC, Breza JR, Wise SW. Early Oligocene ice-sheet expansion in Antarctica. *Geology* 1992; 20: 569-77.

50 Prothero DR. *The Eocene-Oligocene Transition. Paradise Lost*. New York: Columbia University Press, 1994.

51 Graham A. *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation*. New York and Oxford: Oxford University Press, 1999.

52 Weber WA. The Middle Asian element in the southern Rocky Mountain flora of the western United States: a critical biogeographical review. *J Biogeogr* 2003; 30: 649-85.

53 MacFadden BJ. *Horses*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1992.

54 Heywood VG, ed. *Flowering Plants of the World*. Oxford: Oxford University Press, 1978.

55 Steininger FF, Rabeder G, Rogl F. Land mammal distribution in the Mediterranean Neogene: a consequence of geokinematic and climatic events. In: Stanley DJ, Wezel FC, eds. *Geological Evolution of the Mediterranean Basin*. New York: Springer-Verlag 1985; 559-571.

56 Huggett RJ. *Fundamentals of Biogeography*. London: Routledge, 1998.

57 Coates AG, Obando J. The geologic evolution of the Central American Isthmus. In: Jackson JBC, Budd AF, Coates AG, eds. *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago: University of Chicago Press 1996; 21-56.

58 Tarling DH. Land bridges and plate tectonics. *Mém Spéc Géobios* 1982; 6: 361-74.

第10章 冰和变化

世界温带区域的许多地形特点表明，自上新世以来发生了气候上重大的、地质上迅速的变化。世界气候的普遍变冷早在第三纪就开始，并延续进入了第四纪；两个纪之间的界线大约在200万年前，但是在定义以及测年技术和地质相关上的困难，使这个年代界线留下一些疑问。界线的定义来自意大利的海洋沉积物，在那里出现的冷水生物（若干有孔虫和软体动物）化石提示，年代定在180万年前的一次气候变冷相当突然。在来自荷兰的沉积中，发现了相似的变冷证据，并且这被认为标志上新世的最后阶段（地方名为勒弗尔间冰期）的终结和更新世的第一阶段（前梯格林冰期）[1]。来自北大西洋的沉积岩芯的证据显示，岩屑在250万年前被浮冰带进深水。来自挪威的证据提示，在550万年前有斯堪的纳维亚的冰川下伸到海平面[2]。因此我们标志第四纪开始的时间点的争论是不可避免的。

在更新世的许多阶段，冰覆盖了加拿大和美国、欧洲北部和亚洲的多个部分。此外，在低纬度的高山上，诸如阿尔卑斯山、喜马拉雅山和安第斯山、东非的高山和在新西兰，形成了独立的冰川作用中心。许多今天的地质特征表明这样的冰川作用的影响，最显著的特征之一是覆盖巨大面积、并时常堆积到很大厚度的冰川漂砾沉积、冰砾泥或“冰碛”，这通常是一种黏土物质，含有数量不一的磨圆了的和有擦痕的冰砾和卵石，并且地质学家认为它是冰川融化和后撤时的碎石堆积。这种冰碛的最重要的特征和可以借以与其他地质沉积区分的特征是，它的组分是完全混合的——最细的黏土和小的卵石同大的砾石一起出现。在这样的沉积物中发现的岩石，往往来源于好几百英里外，它们被缓慢移动的冰川夹带到那里。化石是稀少的，但是在砂窝里偶尔发现北极型的贝壳。在这些冰碛内的一些泥炭夹层或者淡水沉积物，提供比较温暖间歇的证据。它们往往显示有植物生产力局部增长的阶段，并且它们可能含有化石，指示气候比较温暖。

多山的、有过冰川的区域的山谷，许多具有光滑变圆的独特轮廓，因为它们被移动的冰的摩擦力磨蚀成那个形状。在多种地方，冰的移动在它所经过的岩石上留下了深深的擦痕，而在主谷的一侧的上方，支谷可以高高地突然终止，因为冰侵蚀掉了支谷比较低的一端。这样的地形特征给地貌学家提供了过去冰川作用的证据。

冰川作用区域的最外面是经历了冰缘环境的地区（图10.1）。这些地区是很冷的，并且它们的土壤经常受到冰冻作用扰动。当水在土壤中结冰时它就膨胀，把地表抬升成一系列圆丘和垅嵴。土壤内的石头在温度下降时散失热量迅速，而在它们周围冻结的水有把它们挤到地表的作用，它们在土壤表面往往变成石头条带和多边形。在遭受很低温度的土地中形成的冰楔，也产生相似的图案。有时这些图案在今天的冰缘气候区域中如此明显，能够在世界上现在温暖得多的许多部分见到。例如，它们作为航空摄影调查的结果出现在不列颠东部。这样的“化石”冰缘特征表明，由于冰川的扩展，所以冰缘带在冰川之前被向赤道推进。

图10.1 在拉普兰北部冻原上扭曲的桦树，标志树木生长的北限。

气候波动

然而，更新世不是一个漫长的寒冷时期。细心地检查其中包含的石头的方向，立即表明在更新世曾发生了若干次冰的前进。时常发现的有机物层偶尔夹在冰碛物和其他沉积物之间，而这些提供了与寒冷交替的温暖时期的化石证据。在沉积顺序合理地完整和未被扰乱之处，如同在英格兰东部（东安格尔）和荷兰的多个部分，构建描述这些寒冷和温暖事件交替的方案、命名它们和确定它们在时间上的关系，那是可能的。但是在世界的许多部分，那并不容易，并且不同区域之间事件的相关往往是猜测性的和不可靠的，主要因为在获得沉积的可靠年代上经历的困难。例如，有一段时间，地质学家主要按阿尔卑斯山冰碛物的顺序界定，认为在欧洲的冰川前进有 4 次。这 4 次冰川活动叫做贡兹、民德、里斯和武木冰期。现在把这看做实际情况的简化，并且在更新世存在的气候波动，似乎可能远比这个简单模式提出的为多[3]。

因为使用陆基的（陆相的）证据重建气候所经历的困难，研究人员的注意力转向了海洋，那里的海相沉积提供比较完整的和不曾扰动的顺序。长久的深海沉积岩芯的复原，提供了追随过去的浮游生物群落的众多成员的升降的机会，特别是像有孔虫，它们虽然细小，但有坚固的外壳，在非常漫长的海底沉积过程中幸存，并在那里积累为化石群聚。有孔虫的某些成员，像球房虫属（*Globigerina*）和轮球虫属（*Globorotalia*）的一些物种，对海洋温度是敏感的，因此它们在化石记录中的相对多度提供过去气候的证据。

重建长期气候变化的一种更为有力的工具，是使用在沉积的化石物质材料中保留的氧同位素。“正常的”的氧（^{16}O）远比重态的氧（^{18}O）丰富。例如，重氧占结合进水（H_2O）结构中氧的约 0.2%，水从海洋蒸发，但是含^{18}O的那些分子从水蒸气形式浓缩比含轻的^{16}O的水分子更为迅速，因此这种重氧有迅速返回海洋的趋势。另一方面，含^{16}O的水作为水蒸气比较长久地保留在大气中，并且比较可能最终落在冰帽上和作为冰并入这些冰帽中。在寒冷条件下，全球冰的体积增加，而这（因为它大多从降水形成）势必锁住比较多的^{16}O，留在海洋的^{18}O比较丰富，因此留在海洋里的^{18}O和^{16}O的比值在寒冷时期增高。这个比值然后反映在沉积在洋底的有孔虫和其他浮游生物的骨骼上。于是，海洋沉积中氧同位素的分析提供一种回溯几百万年之久和连续的水温变化记录[3]。甚至可以把这种方法使用在内陆区域中氧同位素比值的分析，如同在内华达的魔洞断层（Devil's Hole faunlt）中石灰岩的逐渐沉积[4]那样。

作为在加勒比海和大西洋的一系列岩芯的这样的氧同位素研究的结果，佛罗里达迈阿密大学的塞萨尔·O. 埃米利亚尼（Cesar O. Emiliani）是能够构建海洋表面水的古温度曲线的第一位研究者[5]。过去 70 万年的一条概括曲线如图 10.2 所示，很明显，在更新世的这后面部分，气候变化是众多和复杂的。图 10.2 也表明，从英国剑桥大学的尼克·沙克尔顿（Nick Shacklton）做的来自赤道太平洋的深海岩芯的分析推演的一个长序列。这个分析包含了过去 200 万年，而这个分析比较早的部分能够与埃米利亚尼曲线相关。这样的相关（“摆动匹配”）得到磁场逆转的帮助，逆转发生在第四纪的进程中，并且提供了一个基本的时间构架。磁场逆转是地球磁场的极性的颠倒，在岩石中留下了记录，因为混合在沉积中的那些颗粒被地球磁场磁化了。这些逆转在整个地球历史上都出现了，而在最近 100 万年发生了 5 次，最后一次在大

约 70 万年前。它们为沉积相关提供非常有用的年代水平。把氧同位素比值翻译成年平均温度波动，需要许多有关全球温度和冰量的假设，但是一般同意，一次最大的冰川和一次间冰期温暖之间的年平均温度差为大约 8～10℃。

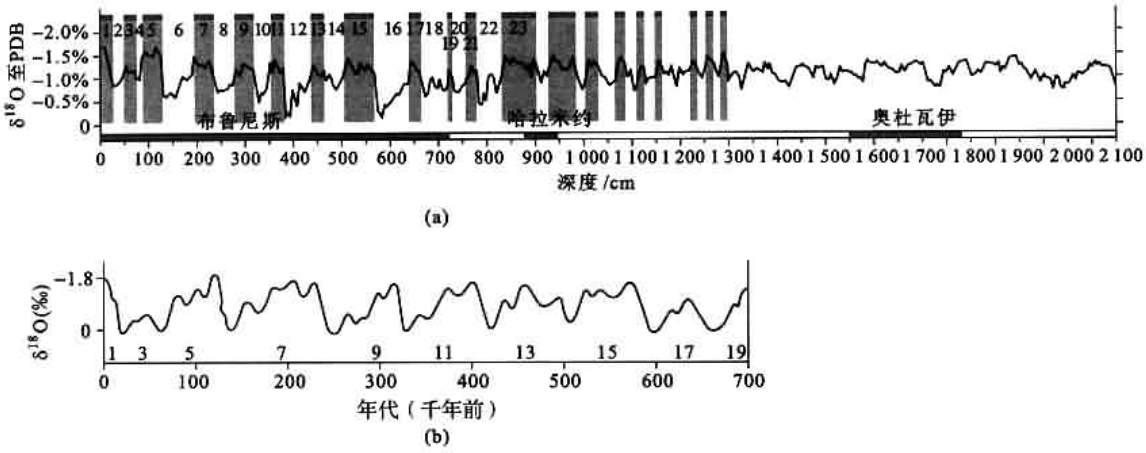


图 10.2 （a）从记录了过去 200 万年历史的太平洋沉积物推演的氧同位素曲线，比较低的（负值较大）$^{18}O:^{16}O$ 比值表示温度比较高。标布鲁尼斯（Brunhes）、哈拉米约［Jar.（Jaramillo）］和奥杜瓦伊（Olduvai）的深色柱示地球磁场逆转时期。（b）来自另一个太平洋岩芯的比较详细的记录，只包括过去的 70 万年。（依 Emiliani[5]；资料来自 N. J. Shacklton）

图 10.2a 中的长岩芯的调查表明，温度的波动随着第四纪的每一步前进而强烈起来。从在一个平均值左右和缓的游移，逐渐变成比较显著地经历比较大的极端温度。比较剧烈的变化也比较明显起来，很可能温度有根本和迅速的变化。人们也能看到，变化的过程虽然表现为一般的波浪样形式，但不是简单的或者规则的，却有许多小的摆动格局叠加在它上面。这后一点意味着，我们不应该指望目前诸如北美洲或者中欧的温带地面的陆地记录，表现为一种温暖形势与寒冷形势的简单交替，倒是冷暖在一种多样得多的格局中交替，并且往往发现居中的状况。

间冰期和小间冰期

在海洋岩芯中表现的全球温度的波动，由冰期和间冰期沉积反映在陆地地质序列上。夹在两次冰川事件（往往由冰碛物代表的）之间，在持续时间达到充分温暖、足够温带植被确立的温暖的时期（通常由一种有机的泥炭沉积代表），被称为一个间冰期。在这样一个间冰期的化石物质上证明的时间顺序，表明一种逐渐的变化，从北极的严酷状况（实际无生物），经过亚北极的（冻原植被）到北方的（桦和松林），到温带的（落叶林）然后再回经北方的到北极的状况。如果温暖时间只持续短暂时期，或者达到的温度不够高，那么植被的变化可能只达到发展的北方阶段。在这种情况下，它被称为一个小间冰期。我们现在生活在一个最新近的间冰期里（被地质学家叫做全新世）。

间冰期往往是生物生产量增加的时代（在世界上比较干旱的部分除外），并且它们往往在

温度地质序列中表现为有机物质带（图 10.3）。这种物质通常含有植物、动物和微生物的化石残余，存在于它形成时的位置或附近。正是这种证据往往在时间序列上分层，使我们能重建过去的条件和生境。对这个目标最有价值的化石证据的来源，是来自保存在沉积中的植物的孢粉粒，它反映那个年代该区域的植被。孢粉粒是被往往能以很大精确度识别的方式塑造的；它也是大量生产的（尤其风媒传粉的植物的孢粉粒）和广泛分布的；最后，它们非常有效地保存在浸没于水中的沉积物里，诸如泥炭和湖泊沉积物。因此，孢粉粒聚群的分析可能提供有关植被的、和因此有关气候和其他环境因子的许多信息[6]。

图 10.3　来自一个间冰期的有机沉积（暗带），留在一个以前抬升的沙滩的沙砾之上，被冰缘条件下的沉积覆盖。一个出露在（英国）威尔士彭布罗克郡西安格尔（West Angle）的峭壁[7]。

化石孢粉资料通常表现为一种孢粉图解的形式，而图 10.4 是属于不列颠的末次（伊普斯威奇 Ipswichian）间冰期的一个孢粉图解。纵轴是沉积物所处的深度，它与年代逆相关，因此图解应该自下往上读。序列以北方的乔木桦和松开始，然后，它们被落叶乔木诸如榆、栎、椴木、槭和榛取代。序列的后部这些乔木走向衰落，被鹅耳枥取代，然后再次被松和桦取代。这样一个序列的细节将明显地依地域而异（图 10.5 示来自欧洲更东部的波兰的同一间冰期的孢粉图解，在那里椴、云杉和冷杉起比较重要的作用），并且在不同的间冰期之间差异很大，但是所有这样的序列有一种一致的格局，因为它们全都经过可预见的一系列发育阶段。往往通过把它们划分成 4 条带（通常以罗马数字Ⅰ～Ⅳ标记），显示在这样的图解上分别是：前温带、早温带、晚温带和后温带。来自我们当前间冰期的孢粉图解提示，我们的确走进了晚温带期。

末次间冰期是地层学上最容易鉴别的，因为它发生在非常最近的过去。给它放上详细的年代是困难的，因为放射性碳法随着时间回溯更为不准确，而依靠氨同位素的测年方法

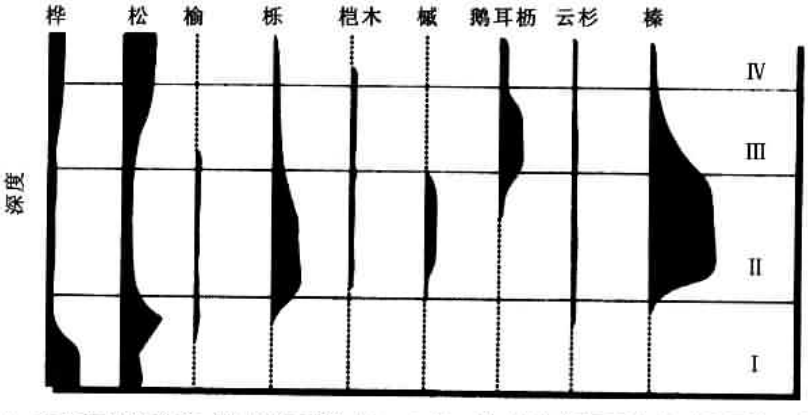


图 10.4　来自不列颠末次［伊普斯威奇（Ipswichian）］间冰期沉积物的孢粉图解。仅示出乔木类元。深度轴与年代相关。

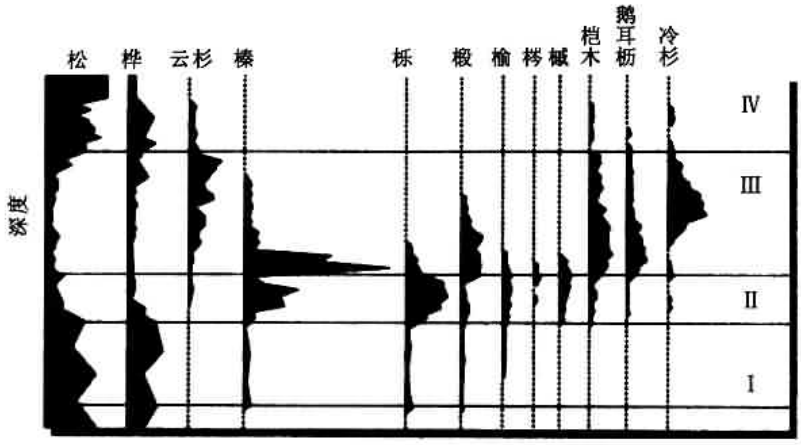


图 10.5 来自波兰的末次（艾米 Eemian＝伊普斯威奇）间冰期沉积物的孢粉图解

取决于火山物质的存在[8]。不过，末次间冰期据信开始于大约 13 万年前（不过来自内华达的一个新近研究和良好测年的位点提示在 14.7 万年前开始，并且这在地质学家和古气候学家之间引起了很大争论[9]），在 11.5 万年前左右以末次大冰川的开始而结束。这意味着我们能够以海洋沉积物中的氧同位素第 5 期鉴别末次间冰期的陆相记录（图 10.2b）。比较早的间冰期问题多得多；它们通常在第一次描述时被给予地方名，而后来往往根据它们包含的化石，做了使它们相关的尝试。某些一般的相关如图 10.6 所示，而将荷兰和（不列颠）

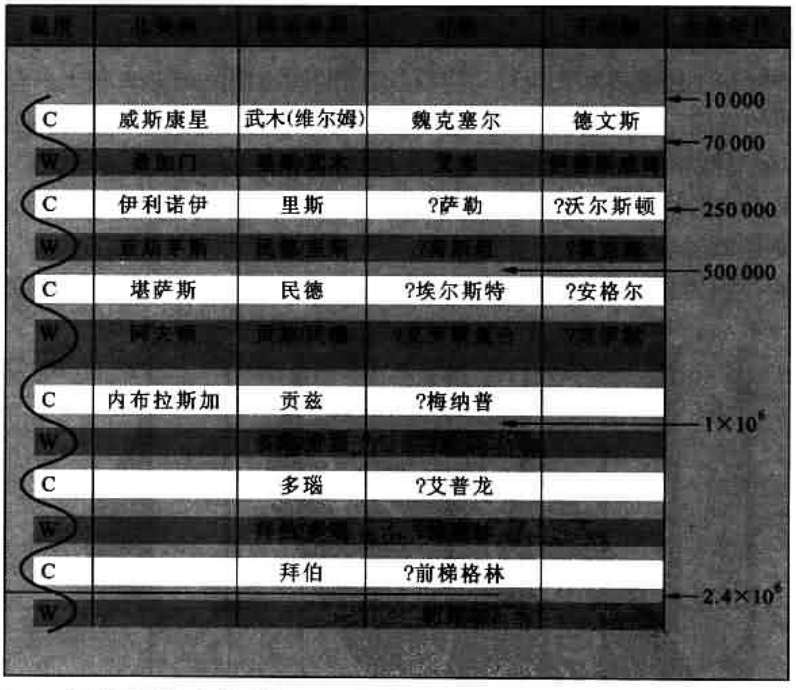


图 10.6 更新世的地方性冰期和间冰期各期之间常规的假设相关。地方的复杂性使得这样的相关是推测性的，特别是早期各期。提出的更新世早期的各期的相关见图 10.7。C，寒冷；W，温暖。

东安格尔的冰期和间冰期序列相关的比较详细的尝试如图 10.7 所示。如同从第二个图解中能够看到的那样，相关的问题因有的位点的记录上的空缺而更为困难。没有一个系统提供绝对年代，综合全球陆相资料的任何尝试都不成熟。图 10.6 中的估计年代是基于磁场逆转的。

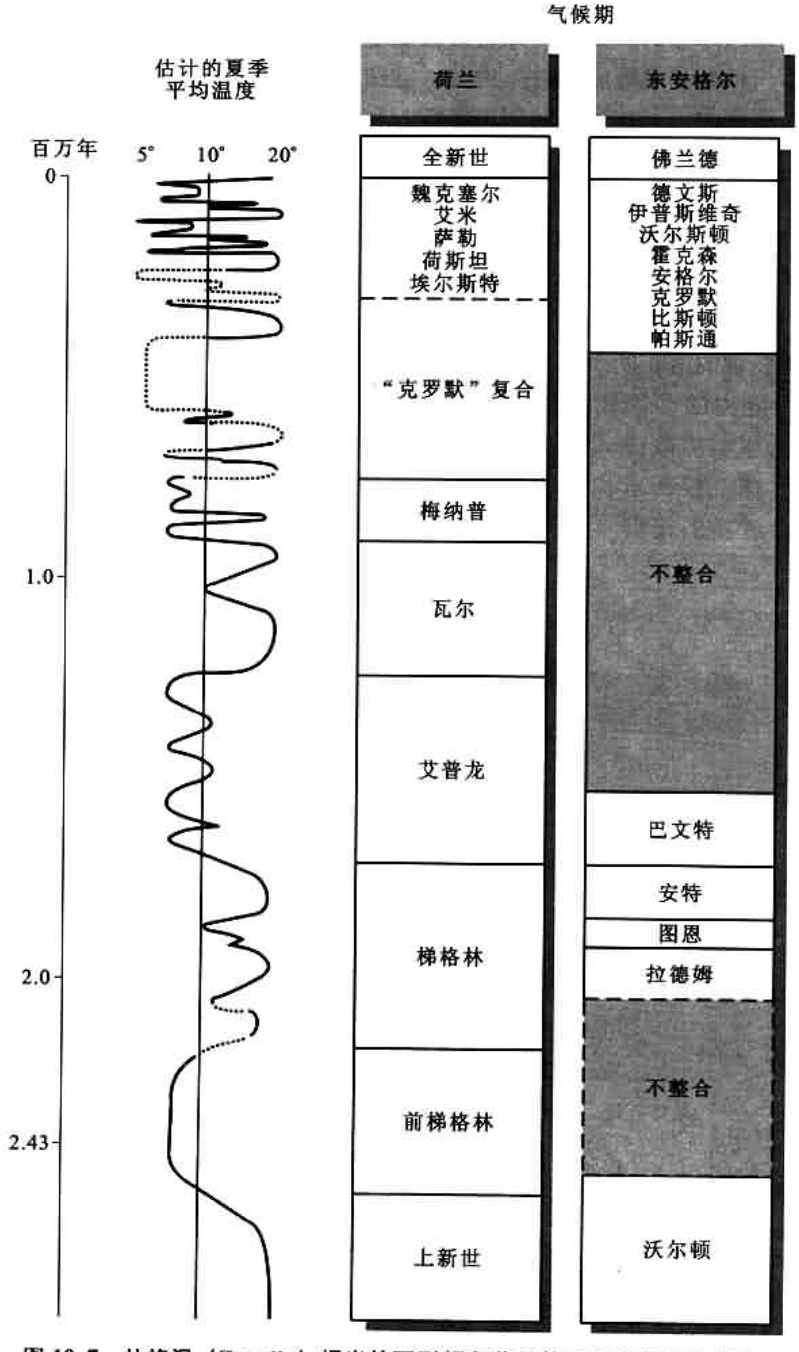


图 10.7　扎格温（Zagwijn）提出的不列颠和荷兰的更新世各期的相关。也显示了提出的温度曲线。（依 West[1]）

更新世的生物变化

由于高纬度地区冰盖的扩大，全球植被格局受到很大扰动。现在由温带落叶林占据的许多区域不是遭受冰川就是具有冻原植被。例如，欧洲北部平原的大部分，在冰川前进时大概没有落叶的栎树林。欧洲的情况被另外的阿尔卑斯山和比利牛斯山的冰川活动中心搞得比较复杂。在冰川高峰时，这些中心造成物种，甚至喜温植物整个群落的隔离，并且往往最终局部绝灭。图 10.8 示间冰期和冰期占据欧洲的主要植被类型。在间冰期时，由于冻原物种没有能力应对比如夏季高温和干旱那样的气候问题，并且它们在与比较强壮多产的物种的竞争中失败，它们的分布被限制了，高海拔生境和受扰动的区域起了避难所的作用，这样的物种类群可以存活在隔离的产地上。相似地，在冰期，受遮挡的、向南的或海洋性的和相对无霜冻的特别有利的生境可能作为需暖物种的避难所[10]。

有良好散布能力的动物物种能够转移它们的种群以应对新的环境。植物是依赖它们的果实和种子的移动扩散进入新的区域，而老的种群因条件变得比较不利而死亡。每个物种面临它自己在气候需求和散布能力两方面特有的问题，这个事实意味着物种在变化的时期必定混合进新的集群（或“群落”，见第 5 章，第 110 页）。图 10.8 将植被（以例

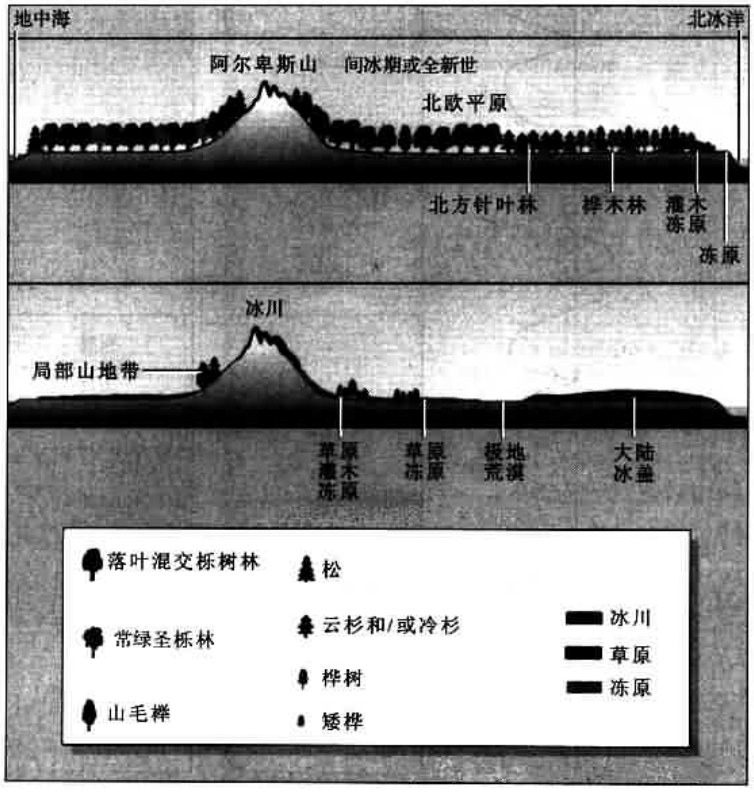


图 10.8 在冰川和间冰期时代的欧洲的植被带。在冰川时代的生物群落格局是显著不同的。

子）表达为生活型，因此画面是在不同气候系统下主要生物群落变动之一。哺乳动物的移动似乎不像植物那样可预测。晚第四纪时期北美洲哺乳动物的分布区的一项广泛研究[11]表明，在气候波动时各物种在不同时代、不同方向，以不同的速率变动。仅仅在最后几千年里现代哺乳动物类群才集聚了它们自己。鉴于这个发现，物种集群作为完整的“群落”移动的观念必须抛弃。

绝灭发生在这一连续的气候变化和分布变动的过程中。在欧洲，在第三纪如此丰富的喜暖物种许多在植物群中消失。铁杉（*Tsuga*）和鹅掌楸（*Liriodendron*）就这样消失了，但是二者都存活在北美洲，那里的主要山脉（落基山和阿帕拉契亚山）一般是南北走向，允许敏感的物种在冰川时期向南迁移，并且在现在中美洲的地方存活。在欧洲，阿尔卑斯山和比利牛斯山的东西走向不允许这样容易逃往南方。翅核桃属（*Pterycarya*）也在欧洲绝灭了，但是它在亚洲，在高加索和伊朗存活了。

末次冰期

最近的冰川期从大致 11.5 万年前延续至大约 1 万年前，因此就最近的地质历史而论，我们目前经历一个温暖的地球实在是很不寻常的。然而，即使一次冰期也不是一个一直寒冷的时期，有众多的比较温暖的中断期插在盛行的寒冷气候中。在末次冰期内记录了许多小间冰期。图 10.9 表示取自格陵兰冰帽的一个冰芯的详细的氧同位素曲线[12]。冰期时温度的不稳定性是明显的，并且分明有许多短暂的温暖事件穿插冰期。能移动的动物，比如飞翔的昆虫，或许对这些短期的和迅速的波动能作出反应，但是扩散缓慢的生物，比如大多数植物，不可能利用它们。

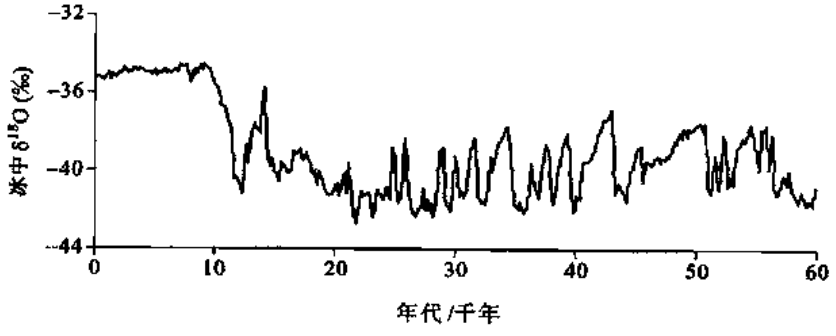


图 10.9　从格陵兰冰帽提取的一个冰芯分析的氧同位素曲线（冰中 $\delta^{18}O$ 负值越小，表明温度越高）。它包含 6 万年的一个时期，近乎末次冰期事件的后一半。温度的不稳定性是明显的，如同氧同位素曲线反映的那样，寒冷期经常被较高温度的短暂事件打断。（自 Dansgaard *et al.*[12]）

连续的孢粉沉积物含有化石孢粉，并让我们可以穿过整个末次冰期进入先行的间冰期追寻陆地植被，那是相对不常见的。许多可能的生境实际被冰川侵蚀了，因此失去它

们的记录，但是有一些深水湖泊往往与古老的火山口有关，有完整的记录可资利用。一个回溯大约 12.5 万年植被记录的这种剖面图如图 10.10 所示。这是来自位于美国西北部太平洋沿岸的喀斯喀特山脉东侧的卡普湖（Carp Lake）的孢粉图解[13]。它刚好位于在威斯康星冰期（见图 10.6）时覆盖了北美洲北部的大部分的大冰盖——洛朗蒂德（Laurentide）冰盖的外面。它现在处在两个生物群落——北美蒿属（*Artemisia*）灌丛草原和西黄松（*Pinus ponderosa*）森林的边界上，并且它到这条边界（叫做一个交错群落）的近度，意味着植被对过去的气候变动会是特别敏感的。图解的底部（第 11 带）表明末次间冰期的松、栎属（*Quercus*）疏林，带有那时的环境是比现在温暖和干燥的某些指标。图解的主体继之以蒿和松的峰交替，表明在这个敏感的交错群落上植被随着气候变暖和变冷的不断交替。在一个阶段（第 7 带，大约 8.5 万年至 7.4 万年前），有一个温暖得包含栎的开阔的混交林本身确立的事件。可能是在这一事件中夏季比现在温暖和湿润。然后比较寒冷的环境返回，直到冰期结束和在最近 1 万年（第 1 带）中目前的植被本身确立。

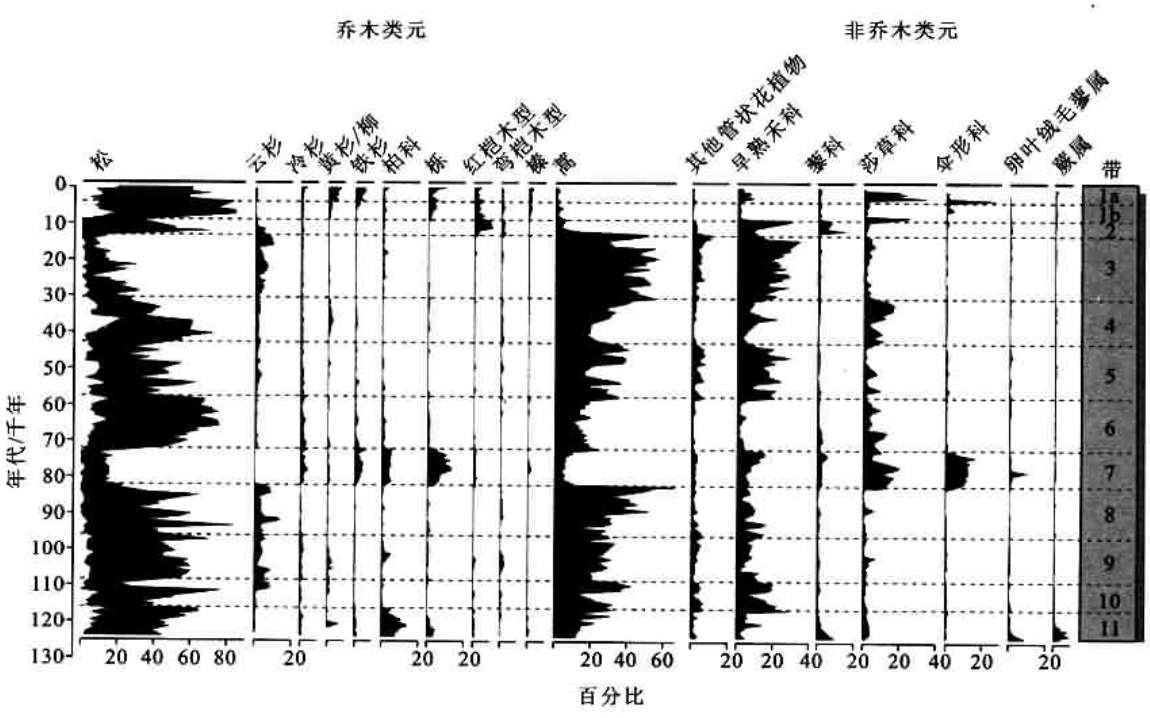


图 10.10 来自美国西北部的东喀斯喀特山脉的一个火山口湖泊卡普湖（Carp Lake）的孢粉图解。沉积物涵盖约 12.5 万年的记录和展示末次（威斯康星）冰期时植被对气候不稳定性的不规则反应。（自 Whitlock & Bartlein[13]）

这个值得注意的记录证明，氧同位素的冰芯剖面图中记录的温度波动（图 10.9）反映在植被的反应上，而冰期气候的不稳定性引起物种的分布区和生物群落的界限的经常调整。

当较高纬度经历着它们的冰川事件时，热带的干旱似乎是广布的，如同由来自非洲、印度和南美洲的证据确认的那样。扎伊尔盆地的潮湿雨林大概在冰期被干旱草原和稀树草原取代，虽然有的森林可以很好地在靠近河边和湖边的状况下存活。来自热带产地比如东非的温度记录，严格服从在地球其他部分观察到的趋势。来自沿乌干达—扎伊尔边界的湖泊沉积物的孢粉分析表明，在末次冰川事件高潮时，雨林被干旱密灌丛和草原取代到西大裂谷（Western Rift Valley）以东[15]。任何避难所片段必定位于更西边，在刚果盆地的低地中。

概念专栏 10.1 寒冷时代的热带

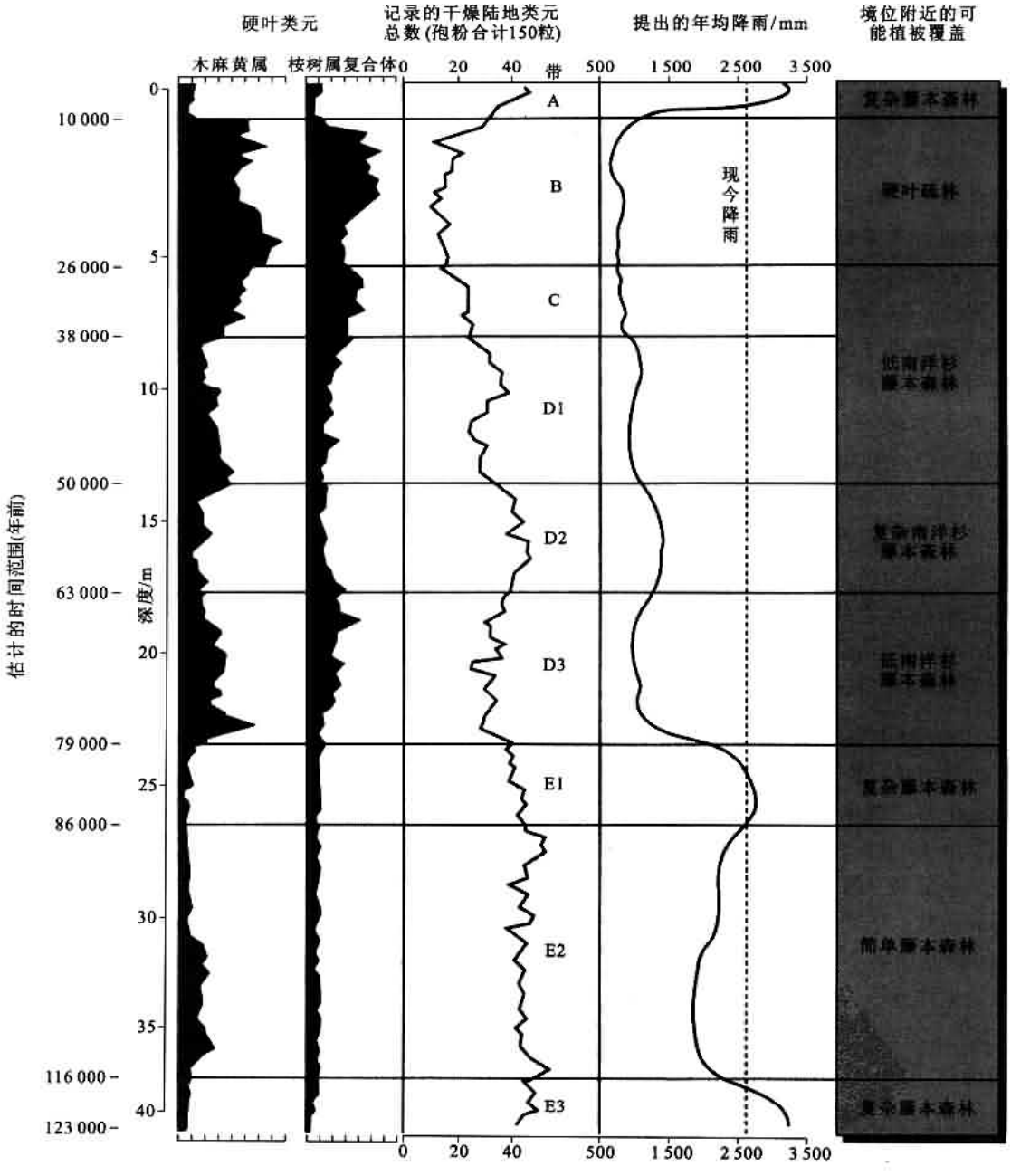
在热带，除了很高的大山外，冰川的作用当然不是直接经历的，但是气候是普遍地比较冷的，而反映在孢粉图解上的植被变化提示降水有重大变化。例如，在澳大利亚的昆士兰，彼得·克肖（Peter Kershaw）[14]分析了来自雨林区域的一个火山口湖的沉积，结果如图 10.11 所示。这个位点的测年是困难的，但是图解的全部时间跨度包括了大约 12 万年，回溯进了末次间冰期的结束阶段——与来自喀斯喀特山脉的卡普湖（Carp Lake）的时间跨度（图 10.10）相似。在末次间冰期，这个位点由目前占据那个区域的许多属的雨林乔木占据，但是当末次冰期在高纬度开始的时候，这些森林被一种结构比较简单的、朱蕉属（*Cordyline*）起了重要作用的森林取代。然后有一次短暂的逆转（年代在大约 8.6 万年到 7.9 万年前之间——很接近喀斯喀特山的温暖期），那时雨林重建起来了。但之后干旱得多的环境开始了，森林中裸子植物比如南洋杉日益占优势。在大约 2.6 万年和 1 万年前之间气候变得十分干燥，而前述森林产生硬叶种类，由一种目前与炎热干燥的环境有关的乔木木麻黄占优势。然而，在“冰期”末了，植被有很迅速的变化，雨林再次侵入。这个位点最干旱的时期，2.6 万年至 1 万年前，包含着在大约 2 万年前北半球冰川最大范围的时期。

图 10.12 显示了在（大约 2 万年前）高纬度冰川范围最大时存在的雨林的近似区域的重建。由此可见，作为热带地区冰期干旱的结果，雨林破碎得多[16]。许多目前由雨林占据的区域在这个时间退化为稀树草原疏林，而这是在考虑雨林的物种高多样性时要记在心中的重要一点（见第 43 页）。大多数雨林不曾有漫长而不受扰动的历史，但却受到全球气候变化的扰动。甚至某些地区（像乌干达/扎伊尔边界），现在是生物多样性的热点，在末次冰期时也具有非常不同的植被。但是当温带森林被迫占据低纬度的新区域时，热带森林已无处可退，因而变得破碎和裂解成片段。有些生态学家相信，这种片段化甚至可能通过种群隔离和新物种的发展增加雨林的多样性。

图 10.12 也显示了在冰川范围最大时可能的干旱区域，而全球的干旱区域格局比较详细地示于图 10.13，在图中比较了它与现代的沙漠分布[17]。在末次冰期的最后阶段，全球干旱是非常显著的。美国东部的许多部分和中欧出现了来自沙漠的化石状态的扬沙（黄土）。湖泊水平面的研究相似地表明，在 1.5 万至 2 万年前之间的时期是特别干燥的。

例如，在这个时期的热带非洲的湖泊水平面处在最低点，如同在图 10.14 中概括的数据所示。

然而，给出那个时候地球到处干旱盛行的印象是使人误解的。正如现今有些区域比别的区域潮湿，冰川时代也是如此，美国西部在 1 万至 2.5 万年前之间度过了一个湿润气候和高湖面水平的时期。这样的湿润时期叫做“多雨期”，并且在第四纪历史上世界的



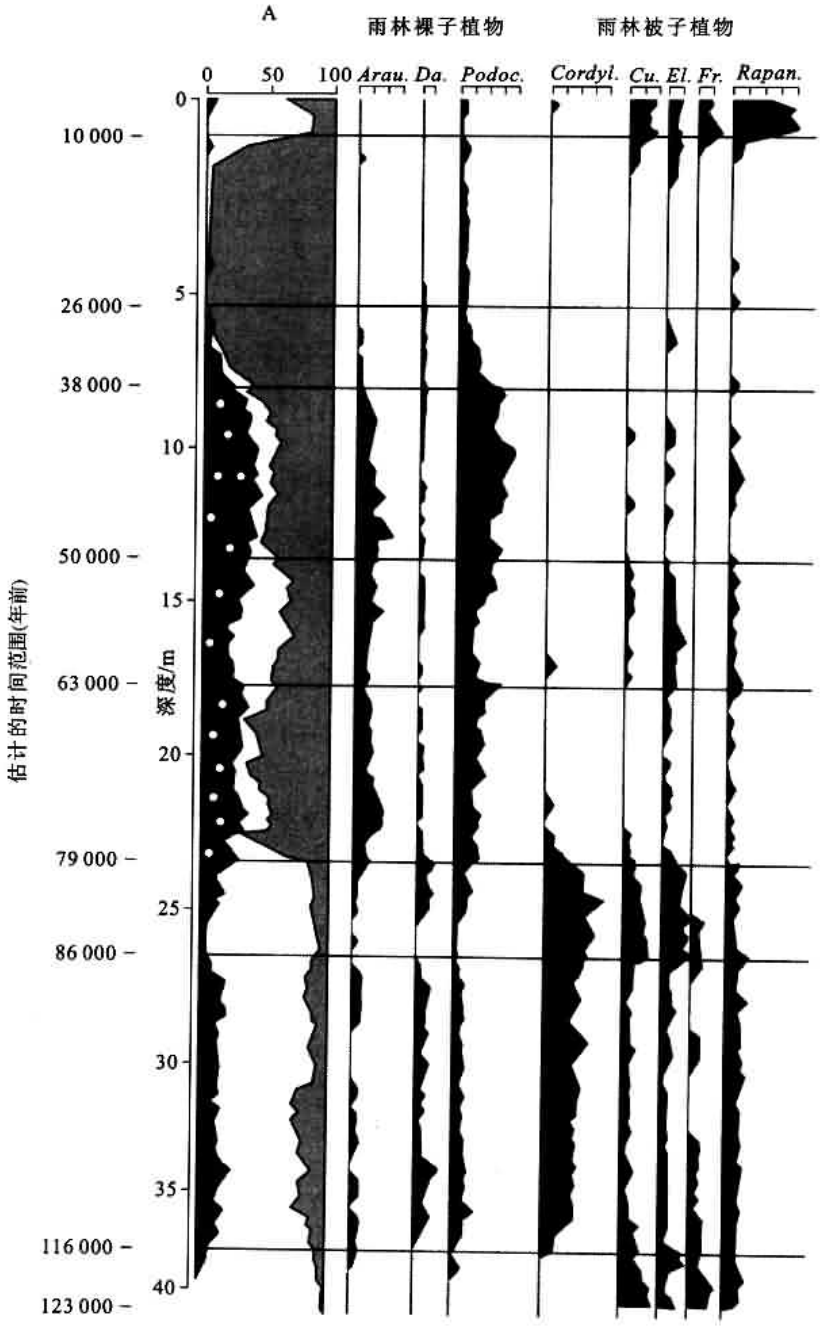


图 10.11 来自澳大利亚昆士兰的林奇火山口湖的孢粉图解。标 A 的一列示雨林裸子植物（深色）、雨林被子植物（白色）和硬叶类元（灰色）的百分比。所有类元的孢粉的频率表示为干旱陆地植物孢粉总数的百分比；每一个代表孢粉合计的 10%。类元缩写：*Arau.*，南洋杉属（*Araucaria*）；*Da.*，陆均松属（*Dacrydium*）；*Podoc.*，罗汉松属（*Podocarpus*）；*Cordyl.*，朱蕉属复合体（*Coordyline* comp.）；*Cu.*，库农树科；*El.*，杜英属（*Elaeocarpus*）；*Fr.*，藤露兜属（*Freycinettia*）；*Rapan.*，密花树属（*Rapanea*）。（依 Kershaw[14]）

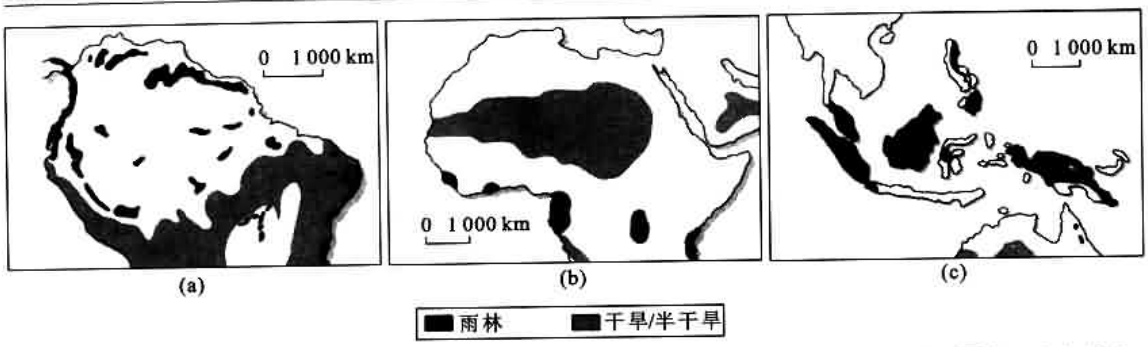


图 10.12 2万年前可能的潮湿雨林区域和干旱/半干旱区域，那时高纬度的冰川作用处于最大：(a) 南美洲；(b) 非洲；(c) 东南亚。(自 Tallis[16])

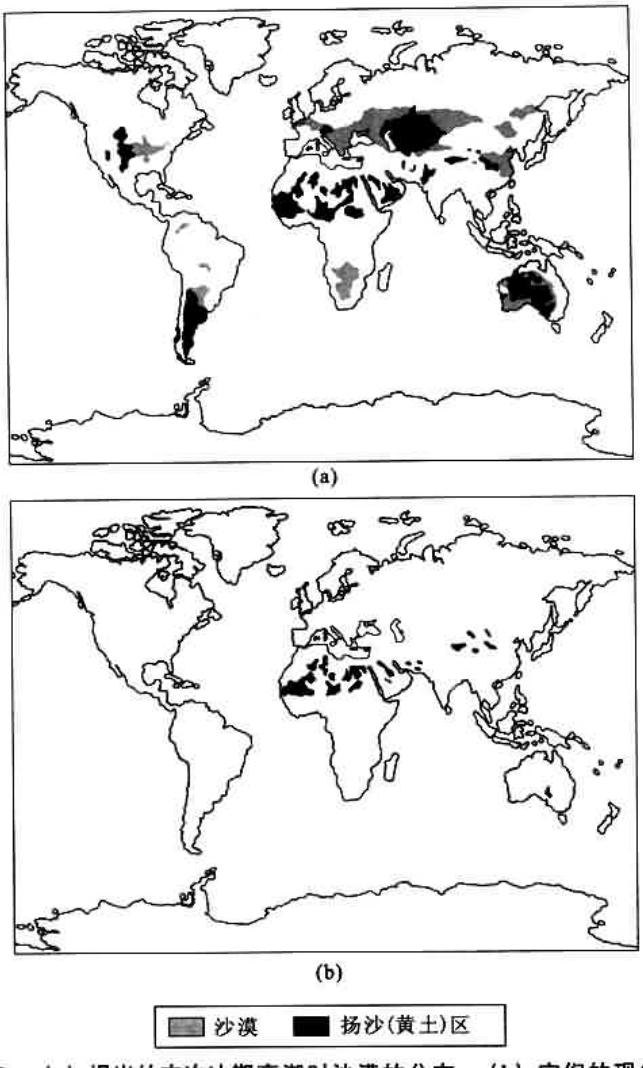


图 10.13 (a) 提出的末次冰期高潮时沙漠的分布；(b) 它们的现代分布比较。扬沙（黄土）是在冰川事件时许多区域的一个特征。(自 Wells[17])

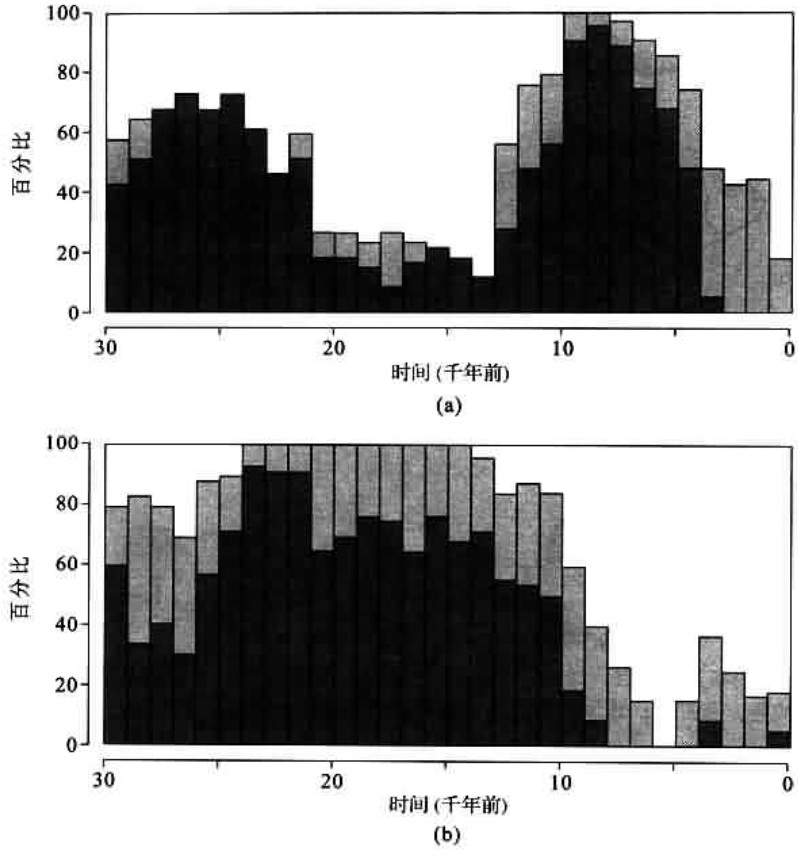


图 10.14 过去 3 万年在（a）热带非洲和（b）美国西部的湖泊水平面。柱代表研究过的湖泊的水平面高（深阴影）、中（浅阴影）或低（无阴影）的比例。（自 Tallis[16]）

许多部分在不同时间经历了多雨期。例如，在 5.5 万年和 9 万年前在非洲似乎是多雨气候的时代。

不仅是地质沉积，而且还有某些淡水动物的分布，都提供了在美国西部多雨期湖泊存在的证据。在内华达州西部有许多大湖盆地，现在近乎干涸了，但是在残留的水坑里生活着鳉属（*Cyprinodon*）的荒漠物种（图 10.15）。在大约 8 000 km^2（3 000 平方英里）的一个区域里，已知 20 多个鳉鱼种群[18]。隔离的种群逐渐进化成 4 个不同物种，各自适应它们自己的特殊环境，颇像夏威夷的唐纳雀亚科（见第 180 页）。在许多方面，这些鱼生活的潮湿环境可以看做进化的“岛屿”，彼此被不利的地域分隔开。这些物种大概自现代间冰期开始时的末次多雨期后被相互隔离，而每个种内的种群是可能在洪水泛滥时仍然有局部接触的。更新世的多雨期为这些水生动物的比较广阔和连续的分布提供了必要的条件。东半球的一个相似的例子，是由划蝽属（*Corixa*）提供的，它现在广布在欧洲，但是在非洲只存在于向南延伸到肯尼亚的大裂谷（Rift Valley）的几个分散的产地。大概它在现在已是撒哈拉沙漠的星罗棋布的湖泊中是丰富得多了，并且此后因为气候变得干燥，分布受到了限制。

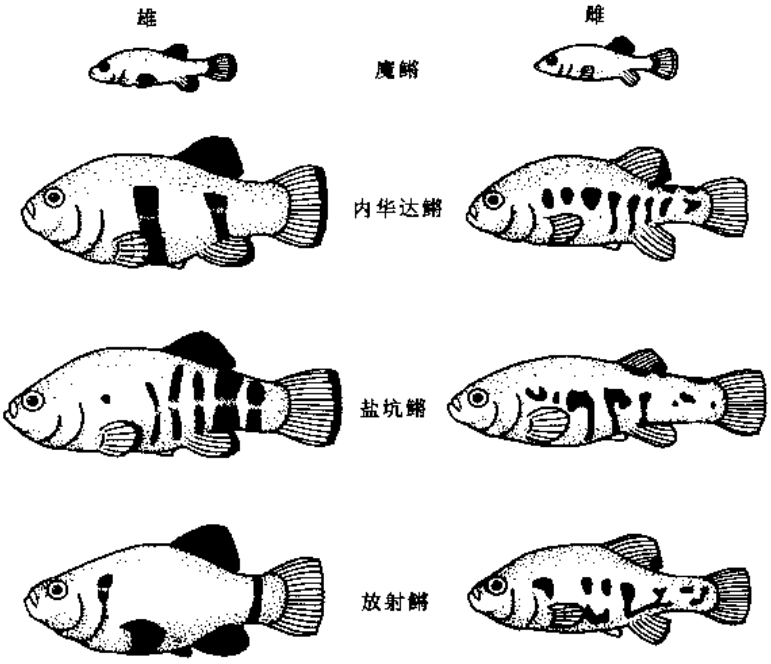


图 10.15 在内华达州死谷（Death Valley）地区的小溪和温泉中进化的荒漠鳉鱼的 4 个物种。雄鱼是亮灰色，有虹彩；雌鱼是淡灰色（它们的不同斑纹由深色斑表示）。（依 Brown[18]）

虽然在冰川最大时多雨状况在北美洲西部盛行，但是如同业已述及的那样，这并不是普遍情况。高纬度的冰川状况伴同地球许多部分的比较寒冷和干燥的条件，如同在图 10.16 中冰川

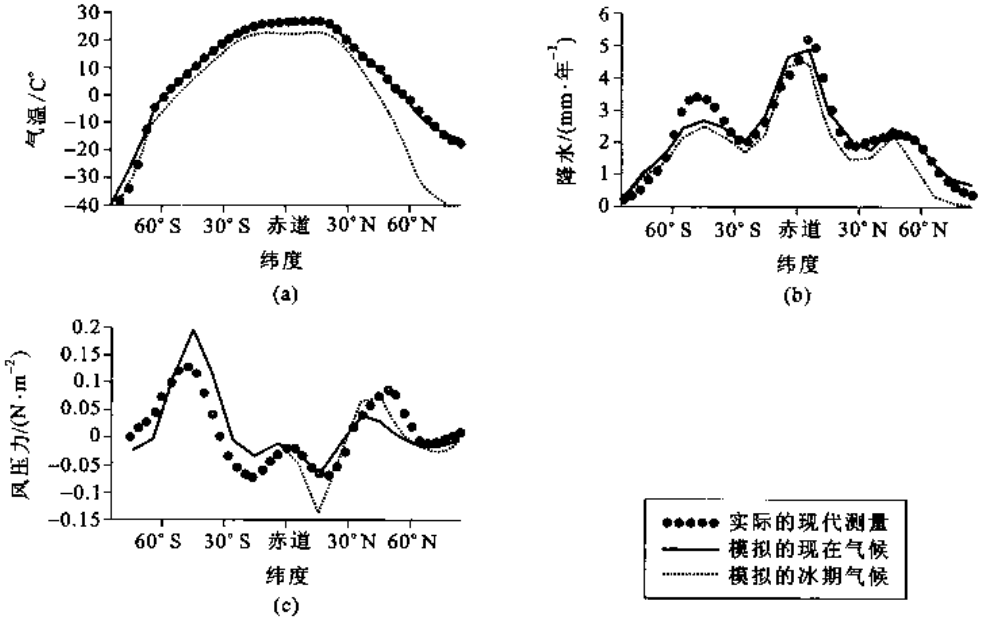


图 10.16 在不同纬度冰期和目前的（年平均）气候状况的模型与实际的现代测量比较。注意比较寒冷、干燥和多风的状况在北半球的冰期尤其显著。（自 Ganopolski *et al.*[19]）

状况的模型重建中能够看到的那样。在这个图解中特别值得注意的是，在北半球高纬度地区温度显著降低，而在北方的中纬度冰川时风的胁迫也增强了。来自世界各地的、年代定在末次冰期的化石证据，确认冰川阶段代表整个生物圈的严重扰动的时代。这个事实，与我们仍旧闭锁在过去200万年以上起了作用的、震荡着的气候系统中的信念一道，使得了解产生了冰期/间冰期周期的机制是绝对必要的。

冰川作用的成因

冰川时代是地球45亿年的历史上比较稀少的事件。虽然两极地区从太阳接受到的能量比赤道地区少，但是在世界历史的大部分时间，洋流的自由循环以温暖供应两极。陆块仅仅偶尔经过两极，或者形成水运移进入高纬度的障碍。南极洲移动进入它在南极之上的位置，导致或许早在1 500万年前的一个南极冰帽的发展。北半球陆块的重新排列随后导致北冰洋的隔离，因此使它受到来自比较温暖的水流的影响相对小，导致北冰洋在300万～500万年前结冰。两个这样的极地冰帽的存在增加了地球的反照率或者反射率，因为地球作为整体反射落到它上面的能量的大约40%，而冰帽反射了大约80%。因此这样的两个冰帽的形成显著减少了地球获得的能量总量。这种场景是为一个“冰川时代”而设的。

然而，仍然需要解释为什么冰川时代不是一个一样寒冷的时期，却是由温暖和寒冷事件交替的系列组成。解释这个格局的一个建议，是由南斯拉夫的物理学家米留金·米兰科维奇(Milutin Milankovich)在20世纪30年代提出的，并且已被气候学家广泛接受。地球围绕太阳的轨道是椭圆的，椭圆的形状在空间以规则的、从比较圆到极为椭圆的方式变化，米兰科维奇根据这个事实建造了一个模型。当轨道相当圆时，一年到头会有更为规则的能量输入到地球，而当它是强烈椭圆时，冬季和夏季的能量供给反差会显著得多。完成这一轨道变化的一个周期大约是10万年。

变动的第二个来源是地轴相对于太阳的倾斜，这再以一个延续大约4万年的周期影响季节变化的效果。第三个考虑是地球围绕它的基本倾角摆动，它表现出一个大约2.1万年的周期。所有这些周期影响地球接受的阳光强度，并且按照米兰科维奇的观点，气候变化的格局应当是这3种周期的效应之和的可预见的后果。

研究洋底沉积物化学的地球物理学家花费了许多努力，寻求过去海洋温度的周期性变化的证据，并对照检验米兰科维奇提出的那些周期与所发现的周期。1976年，吉姆·海斯(Jim Hays)，约翰·因布里(John Imbrie)和尼克·沙克尔顿(Nick Shacklton)[20]能够确认米兰科维奇周期的全部3个水平——10万年、4万年和2.1万年都能在沉积物中检测。

米兰科维奇格局现在已在回溯800万年的沉积物测年中发现，但是在它们的效应上检测到一个重要的变化。在800万年前，10万年周期的效应是微弱的，而在最近200万年，这个周期是强有力的，并且它在冰期/间冰期序列上占主导，所以，在近期必定有另外的因子放大了这个特殊的周期。

对目前10万年周期效应的放大，一个解释是可能与冰量本身有关。冰增长缓慢而减少相对迅速，这本身能够改变全球的气候。建造了考虑这一效应的计算机模型，它们与观察数据的

拟合，比根据米兰科维奇周期观察到的数据拟合更好。

当然，米兰科维奇学说的详细检验取决于良好测年的记录，而现在更新世气候波动的测年是粗糙的。例如，末次间冰期的开始的测年误差在 1.7 万年以上，误差取决于所使用的材料。在测年更牢固确立以前，轨道周期和气候之间相关的完全确认是不能达到的。

如同米兰科维奇周期中反映的那样，阳光的推动看来是构成过去 180 万年中所观测的冰期和间冰期的格局基础的主要要素，但是存在复杂化的因子，其中许多尚未被完全研究和说明。在过去的 20 多年，研究冰期/间冰期循环时地球的大气的组成变得可能了。技术取决于小气泡的化学分析，它们过去被封闭在冰盖和冰川的冰内，并且以“化石”形式保持了，直到因现代钻取岩芯而带到表面。细心地避免所提取的冰被现代的空气污染，并且把冰压碎，在不同水平抽取出封闭在冰内的空气。设想当时的空气被落下的雪花包裹，并封闭在几十万年的进程中，而这样提取的空气是它的真实反映。

图 10.17 示南极洲东部（东南极）的东方研究站冰的分析结果[21]。冰芯厚度是 3 300 m（顶部标尺），涵盖了 40 万年的地球历史（底部标尺）。添加在这两个标尺上的是投影的日射率（曲线 e）、氧同位素记录（曲线 d）、推断的温度（曲线 b）和在气泡内发现在气候波动上有意义的两种气体即二氧化碳（曲线 a）和甲烷（曲线 c）。有关这个图解要注意的第一点是日射曲

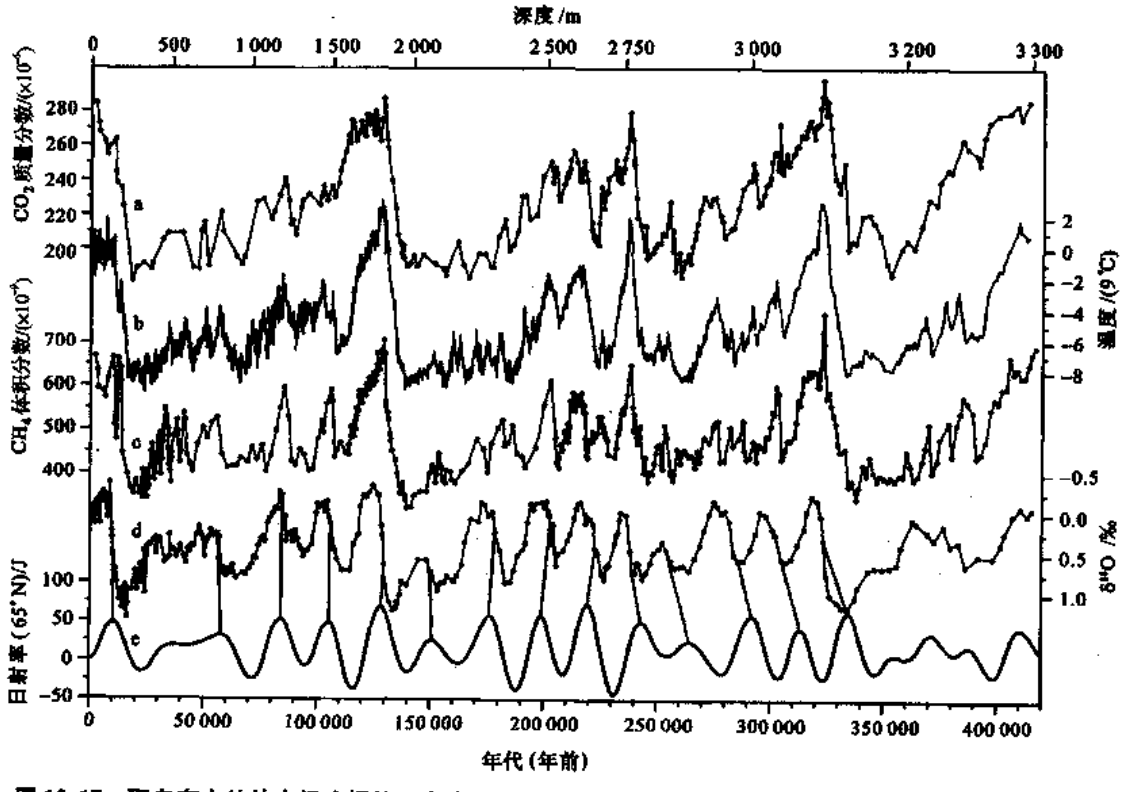


图 10.17 取自东方站的南极冰帽的一个冰芯中的气体气泡的分析。抽出的气体被看做过去的环境大气的化石样品。显示了二氧化碳的浓度（曲线 a）和甲烷的浓度（曲线 c），以及温度变化的重建（曲线 b），而温度变化推演自氧同位素研究（曲线 d）。在图解的底部（曲线 e）是根据米兰科维奇周期预测提出的一条日射率曲线。（自 Petit *et al.*[21]）

线密切联系着氧同位素曲线，并且因此联系着温度曲线。温度曲线的主要的峰有5个，包括目前的一个（间冰期），与日射率曲线的峰良好对应。但是大气的两种气体二氧化碳和甲烷，也紧跟着推断的温度曲线，在间冰期两者浓度都上升，而在冰期浓度下降。这个的意义在于这两种化合物都是温室气体——两者都在光谱的红外区有很高的能量吸收能力，因而能够起地球的热绝缘体作用。

我们必须尝试解释这些气体与全球温度变化的对应，并且也评估它们对这种变化的影响，因为它们能够改变这个行星的能量交换系统。人们可以通过考虑生物、特别是微生物在间冰期时的额外呼吸活动，解释这些气体在温暖时期的增加。所有生物的呼吸都产生二氧化碳，而微生物的腐烂分解受到温暖刺激，尤其在地球的比较寒冷的地区，那里的冰期环境可以阻止腐烂分解。在温暖时期土壤中的岩石比如石灰岩的风化也会增加，造成额外的二氧化碳产生。甲烷是以多种方式产生的，通过白蚁的活动，在大型食草动物的瘤胃内发生和通过湿地中有机物质的不完全分解。但是，在反方面，比较温暖的环境能够造成额外的植物的生产量和生物量的积累，那将导致消耗大气的二氧化碳，积累比较多的有机物。在这里海洋的作用可能是重要的。现在，估计每年进入大气的二氧化碳有大约1/3以海洋为渗井（汇），主要因为许多微小的浮游生物（尤其是石球藻科和有孔虫目），在它们死亡后沉到海底建造碳酸钙的洋壳。它们使用的碳酸盐最终是衍生自先从大气溶解在表面的水中而后被浮游生物吸收的二氧化碳。问题是，在间冰期时是这种海洋碳汇更大，从而造成碳从大气中抽出的吗？如果海洋循环在一次冰期期间改变，造成深海的富营养水上涌和扩散到表面，那么浮游生物的生长会受到刺激，而生物泵会起作用，将碳从大气取出并沉淀在海洋沉积物里[22]。

不论什么精确机制在作用，结果是大气的二氧化碳（和甲烷）和大气的温度之间密切对应。在间冰期这些气体的浓度水平上升起一种正的反馈作用，因为它们在大气中的热性质和温室性质会增加已经比较高的温度。

方法论专栏 10.2　二氧化碳和植物多孔性

大气中二氧化碳波动的一个后果，是有些植物的解剖学部分可以对变化做出反应而改变。因为植物通过它们的叶子上的小孔（气孔）吸收气体，所以它们在比较高的二氧化碳浓度下需要的气孔可能比较少。英国谢菲尔德大学的伊恩·伍德沃德（Ian Woodward）检查了来自博物馆的植物标本，证明了植物与20世纪二氧化碳增加相平行地减少了他们的气孔密度[23]。它明显地证明了植物在二氧化碳容易获得的情况下，减少气孔密度，并因此减少水分因呼吸作用丧失。伦敦大学的詹尼·麦克尔韦恩（Jenny McElwain）[24]通过观察在比较古老的植物材料上的气孔密度，将这些现代植物标本研究进行到底。她检查了化石植物的表皮，并且发现与假设的遥远过去的二氧化碳水平的密切联系，因此这种技术用于长期的大气重建可能是充分牢靠的。

哥伦比亚大学的华莱士·S. 布罗克（Wallace S. Broecker）强调了地球的洋流循环的重要性，与大气循环结合，解释在更新世的一些迅速气候变化[25]。他的理论与Milankovitch的观点并不矛盾，倒是补充它们。北大西洋的温暖大部分都是由在大约800 m（2 500英尺）的中间深度的往北的高盐度水带进该地区。这个洋流把热带的温暖有效地重新分布进高纬度地

区，如同在第5章（图5.10）见到的那样。布罗克估计进入北大西洋的能量输入等于该区域太阳能年输入的30%。然而，化石证据表明这条海洋“运输带”在冰川事件中关闭起来，而热量传送到高纬度的减少导致扩大的冰盖的发展。要是这真是如此，它就会解释在图10.16*中突出的北半球高纬度的温度激烈下降。

进一步的一个方案是，大规模的火山喷发可能先行于和开始于冰川作用的过程[26]。在新西兰、日本和南美洲，肯定有在最近4.2万年冰川前进和火山活动周期之间的相关的某种证据。火山喷发产生大量灰尘，灰尘被高高地抛进大气中。这有减少到达地球的太阳能总量的作用，并且灰尘颗粒也可作为产生水小滴凝结的核，于是增加降水。这两种后果都有利于冰川发育。但是，火山灰量与海洋沉积物中的气候变化证据相关的努力，除了表明最近200万年火山活动的频率普遍增加外，成功的并不多。

当前的间冰期：一个虚假的开头

气候在大约2.1万年前达到最大程度后，开始变暖，并且大冰盖开始后撤。每一种指示物都指向一个新的间冰期的开始。我们当前的间冰期是地球历史上一个十分短暂的事件，可是已经看到在这个行星表面上的变化发生得比以前所观察到过的速度都快。最近1万年左右在一个重要方面不同于地球的其余历史，一个单一的有影响力的物种智人（*Homo sapiens*）上升到生态统治地位。在当前的间冰期，这个物种从许多有社会组织的捕食者中显露头角，进入一种地位，由之他能够并且的确改变着整个地球的循环和气候。可以毫不夸张地说，在地球上没有一个生境或者生态过程现在能够不涉及这个物种的影响而加以研究。因此，地球历史的这个短暂的、最近的部分需要生物地理学家的特别注意是自然的。

在人们进行我们这个物种的兴起的考察以前，停下来考虑一下代表末次冰期的结束阶段和当前的间冰期的起初阶段的气候不稳定性是值得的，因为它告诉我们气候能够以怎样迅速的速度变化，可以用做有关未来变化的一种预警。这种不稳定性首先由丹麦的地质学家注意到，他们发现从冰期和当前的间冰期之间的过渡阶段测年的湖泊沉积物展现了一些不平常的特征。北极冻原植被的土壤是容易侵蚀的，并且植被的有机生产力很低，在北极冻原植被围绕的湖泊中形成的典型沉积物无机黏土，被日益增加的有机沉积物替代，因为地方植被的发展稳定了矿质土壤，而湖泊的水体生产力导致沉积物中有机成分日益增加。但是这个反映气候日渐温暖的过程，被明显地中断了，因为沉积物随后逆转成重黏土，且往往带有棱角的岩石碎片，表示返回到严酷的气候状况。在这层之上，有机沉积物重新出现，并且气候变暖再次明显起来，这个时间通向我们当前的间冰期，但是中断证明是整个欧洲西北部这个时代的沉积物的一个一致特征。

引起这些沉积物沉积的寒冷事件严酷得足以引起许多冰川的重新生长，并且地貌学家表明了斯堪的纳维亚和苏格兰的冰川在这个事件中扩展很大，而在比较南部的山脉，从威尔士到比利牛斯，在向北的山坡上开始形成小的冰川。这个事件被叫做“幼多瓣木”，因为原来丹麦人研究时，在黏土层中发现了丰富的北极植物多瓣木（*Dryas ictopetala*）的化石叶子（图

* 原文误作图10.17——译注。

10.18）。来自一系列境位的幼多瓣木的放射测年（在“放射性碳时间标尺”上测量，它在这个年代上大约比真实的太阳时年轻 1 000 年[27]）表明，它发生在 10 800 年前和 1 万年前之间的某个时间，中断了一个大致 1.4 万到 1.3 万年前开始的温暖过程。在欧洲大陆的许多地点也检测到温暖过程的一个比较短暂和不严重的中断（叫做“老多瓣木”（Older Dryas）），测年在大致 1.2 万到 1.18 万年前，但是它的冲击受到更多的地理学局限，并且它的影响也比幼多瓣木的弱得多。

图 10.18　多瓣木（*Dryas octopetala*），一种北极/高山植物，它的残遗见于丹麦的沉积物，并且它将它的名字提供给了幼多瓣木寒冷事件。

虽然幼多瓣木寒冷期的地层学的和化石的证据在欧洲西北部是丰富的，但是它在阿尔卑斯山、尤其是南侧的沉积物中是比较难以辨别的。来自意大利和保加利亚的湖泊沉积物的分析[28]表明，甚至在这些比较东部的地区也受到幼多瓣木的影响，并且来自比利牛斯山的沉积物表明强烈的影响。然而在大西洋的另一侧，它的影响虽然在北美洲的东部海滨是明显的，但是在内陆是难以检测的。在北太平洋，有一些在这个时候变冷的证据，但它还是不如在大西洋强烈。因此证据提示该事件集中在北大西洋，并且来自沉积物中化石的海洋信息表明，在这个时间北极水的冷锋的确向南伸展远到伊比利亚（西班牙和葡萄牙）。

集中在北大西洋的这一气候逆转怎样发生，一个可能的解释由迈阿密大学的克拉斯·罗特（Claes Rooth）提出，并且后来得到布罗克[29]和他的合作者的研究数据的支持。他们提出，变化是来自北美洲巨大的洛朗蒂德冰川的融化冰水的释放格局的变动引发的。当覆盖着整个加拿大东部的这个冰体融化时，冰水最初向下流到墨西哥湾。然而在幼多瓣木期时，据提议是融化冰水改道经过圣劳伦斯湾流进北大西洋（图 10.19）。这不仅把大量冷水带进北大西洋，而且也稀释了海洋运输带的盐水（见第 135 页），并且可以中断这一运输带的全球移动。事实上，运输带的改变可以证明是许多气候变化的一个重要组分[30]。这样的改变可以解释为什么在北大西洋周围地区感觉最强烈，因为在这里运输带的温暖影响有它最大的冲击。但是如果融化冰水流和盐度变化引起运输带的关闭，我们就可以认为幼多瓣木突然开始是与海平面迅速上升相伴随的。R. G. 费尔班克斯（R. G. Fairbanks）的工作提出[31]，在幼多瓣木突然开始的时候，冰盖不是迅速融化的，因此融化冰水假说是不成立的。后来关于北大西洋深海珊瑚生长的工作也肯定了这些发现[32]，而布罗克模型看来不大可能完全解释这些气候变化。寒冷来临和大洋环流变化，但是哪个是因哪个是果仍旧需要澄清。

然而，如果海洋运输带被阻断，人们可以预期它的影响将是全球化的，并且这是实际情况的证据在增加。虽然它的作用在世界的有些部分比别的部分强烈，但是幼多瓣木无疑是一段全球变冷的时间。它的出现清楚地与海洋循环的变化和大气的有关运动相联系。这不仅引起气候变冷，而且在世界的某些部分比如加利福尼亚引起干旱，幼多瓣木时期那里湖泊水平面下降，并且干盐湖变得比较广布[33]。

或许幼多瓣木的最有趣和最重要的方面是，它证明地球的气候能够多么快速地从间冰期转向冰

图 10.19 在末次冰川时代的最后阶段（大约 1.2 万年前）洛朗蒂德冰盖的范围

期模式并再转回。在幼多瓣木之前的短暂温暖时期，热得足以将有地中海亲属的甲虫带向北，远到英格兰的中部。可是在几个世纪内那个区域回到了冰期状况。也许甚至更显著的是在幼多瓣木末了时的变化。哥本哈根大学的维利·丹斯戈德（Willie Dansgaard）和他的同事关于格陵兰冰帽的工作[34]，证明了幼多瓣木在 10 720 年前突然结束，并且后面接着一个仅仅 50 年的大约 7℃的温暖期。

人们会问，许多年前这个特殊事件为什么吸引了目前如此之多的研究的注意。但是在气候很可能因人类的活动失去稳定的日子里，我们了解什么因子控制气候和是否有确定的临界值，在越过这些临界值时可以导致整个世界的气候平衡的深刻变化——正如同幼多瓣木事件的情况那样，这是重要的。关于末次冰期的结束阶段的古生态学工作有另一个方面。这个时期的详细研究能够帮助我们了解植物和动物怎样对十分迅速和十分重大的气候变化做反应。

移动着的森林

在当前的间冰期踉跄开始以后，温度普遍上升（记录在海洋沉积物的氧同位素比值中和冰

帽的冰中）是一直保持的，并且地球的植被和动物生活不得不再次调节以适应一组新的条件。1万年前积累的湖泊沉积物中保存的孢粉粒，提供乔木种群随着物种分布格局的变化和森林重新组成而到来和扩展的详细记录。图 10.20 示不列颠南部从一系列地点汇总的概括孢粉图解。

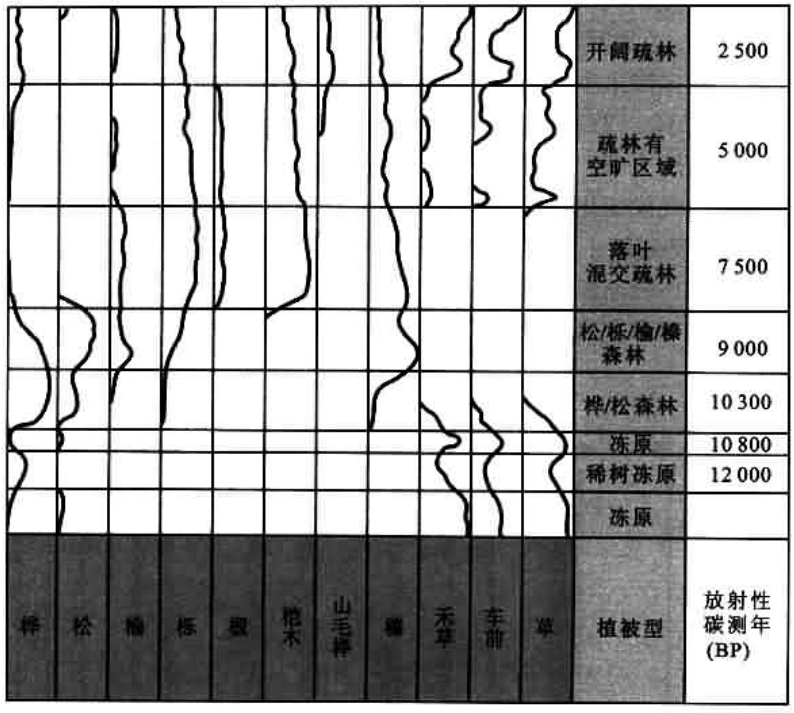


图 10.20　来自不列颠诸岛南部的概括孢粉图解，示更新世的最后阶段和整个全新世的乔木孢粉和一些非乔木类型的比例变化。

乔木（桦、松、榆加上栎、椴、桤木）的序列，部分地反映物种在气候转暖时对气候变化的耐性，但是它也是它们的相对迁入速度和它们侵入冰川后撤遗留的土地必须经过的距离的一个函数。例如，桦树有轻的、能够空运旅行相当距离的果实。在它仅仅几岁时产生果实也是可能的，这使它迅速扩展它的分布区。此外，它是耐寒的，可能在末次冰川时在十分靠近不列颠群岛的欧洲大陆上存活，所以，毫不奇怪桦树是在冰川后孢粉记录中以任意多度出现的第一种乔木。人们也必须记着桦树产生大量孢粉，有一个物种毛桦（*Betula pubescens*）可能局部地生长在发现带孢粉沉积物的湖泊周围生境。因此，在如图 10.20 所示的孢粉序列能够根据变化的气候做解释前，许多因子必须考虑。采用了某些第一流的技术尝试把沉积物中的孢粉密度转变为种群密度的估计。人们用此种方式能够追踪乔木侵入新区域之后的种群扩展[35]。

总体上，从资料看明显的是，在间冰期的初期有过一次气候转暖，在 7 000 年和 5 000 年前（公元前 5 000 年到公元前 3 000 年）之间达到最大。这次最大温暖以椴属（*Tilia*）侵入不列颠为标志，椴在此时的分布区扩展远到苏格兰南部，局部甚至更北。图 10.20 的上部，从约 5 000 年前往上，表明一系列的波动，其时禾草、车前和许多其他的草本植物一起兴衰。这些事件反映史前农作物群落来到这个地区、森林被逐渐开垦并代之以草地与可耕地。

在一度遭受冰川或者接近冰川界限的区域，冰川后植被的一般格局在整个温带世界是相似

的。图 10.21 显示美国明尼苏达南部两个湖泊境位的孢粉图解[36]。这些生境处在两个主要生物群落——温带森林和高草原的边界上。乔木的序列特别类似于不列颠的一般格局，以冰川后期的北方森林乔木占优势，包括桦属（*Betula*）、松属（*Pinus*）和在这个场合的云杉属（*Picea*），它不是目前间冰期中不列颠植物区系的成员。栎属（*Quercus*）和榆属（*Ulmus*）还有鹅耳枥（苗榆属 *Ostrya*/鹅耳枥属 *Carpinus*），在约 11 000 年前侵入。因为是远离大西洋的大陆地点，没有任何幼多瓣木小冰期事件的证据。然而植被的一个重大变化就发生在约 8 000 年前，那时禾草（早熟禾）、豚草、蒿和一系列其他草本植物变得丰富得多。同时，在湖泊沉积中含有的木炭总量有所上升，表明林火的频率和强度的增加。这种变化大概与导致比较温暖、比较干燥的环境的气候变化相联系，那种环境有利于高草原疏林以落叶林为代价的扩散。大约 4 000 年前这种趋势逆转了。木炭水平开始下降，并且栎属开始以高草原禾草为代价增加它的多度。又一次出现比较凉爽、比较湿润的环境，林火多度减少，并且允许空旷的栎属疏林发展。直到很近的年代，在金伯尔湖（Kimble Pond）的沉积物的上层，我们清楚地看到对植

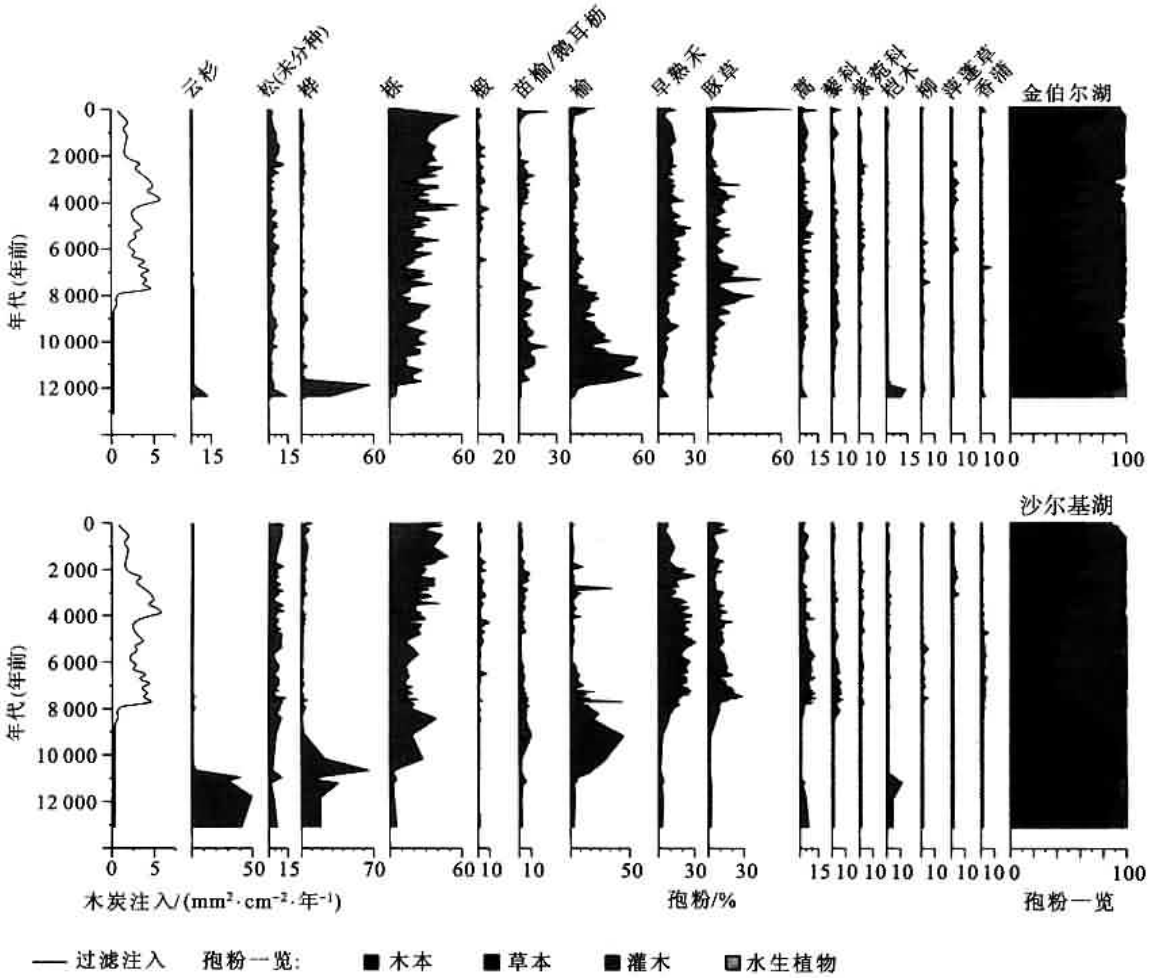


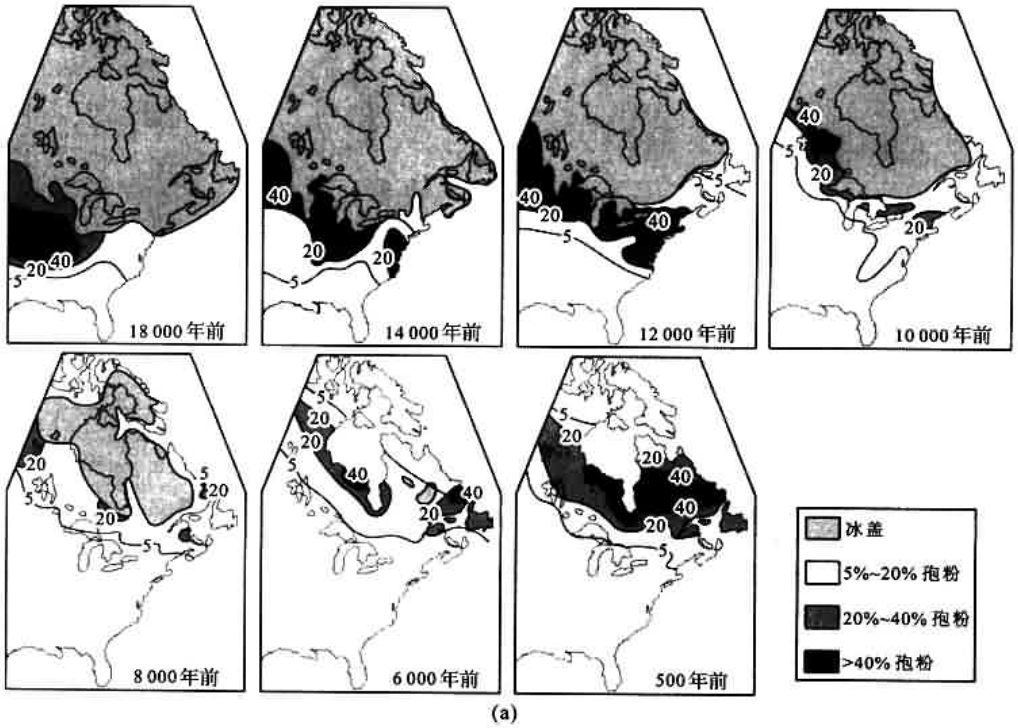
图 10.21 明尼苏达州两个湖泊境位的孢粉图解。也示出在沉积物中的木炭量。这些境位处在落叶林和高草原生物群落之间的过渡地区。(自 Camill *et al.*[36])

被影响的根源在于人类的活动。豚草的突然扩展表示来自欧洲的定居者到来。

现在可以得到来自全世界的、涵盖当前间冰期的许多孢粉图解，它们许多是通过放射性碳可靠测年过的。这使通过为过去特殊时期构建孢粉地图研究各植物的种和属的移动成为可能。人们以这种方式可以领会例如乔木的扩散，并且观察它们循着散布的路线和它们重新集聚自己重新组成森林的方式。图 10.22 示这种类型的工作的一些例子，取自 George Jacobson，Tom Webb Ⅲ和 Eric Grimm 关于末次冰川作用后乔木重新拓殖美国的研究[37]。

从他们的广泛研究只选取了 3 个乔木类元来说明在最近 18 000 年乔木的移动格局。在美国中西部和沿着紧靠洛朗蒂德冰盖的南面广阔前线，云杉在最大冰川时存活。它紧跟后撤的冰川前锋，最终在加拿大定居。孢粉水平提示在过去的 6 000～8 000 年增加了密度，如同它在比较早的许多间冰期的后期那样。松树是比较难以阐释的，因为有若干个物种，都有十分不同的生态需求，并且不能根据它们的孢粉粒有效地区分。然而，其他化石材料比如它们的松针，表示松树的南方和北方类型在冰期都存活在美国的东南部，主要在大西洋沿岸平原。这两个类群后来分开了，一个类群向北侵入冰后撤留下的裸露区域，而另一个类群在佛罗里达稳固确立起来，它们到 8 000 年前就达到了显著的优势。后来，它们在佛罗里达衰落了，并且移动进入大湖区域南部，即它们目前的大本营。

绘制乔木移动地图的技术，提供了不同物种对气候变化的反应速度的一些宝贵信息，可以很好证明在我们预测将来对我们目前的气候变化的反应时有用。对气候变化反应的扩散速度，甚至大种子物种比如栎，也是快得惊人的。例如，在欧洲，在当前的间冰期的前面部分栎每年扩散达到 500 m（1 600 英尺）。每年 300 m 的速度对许多乔木和灌木物种是普通的。



(a)

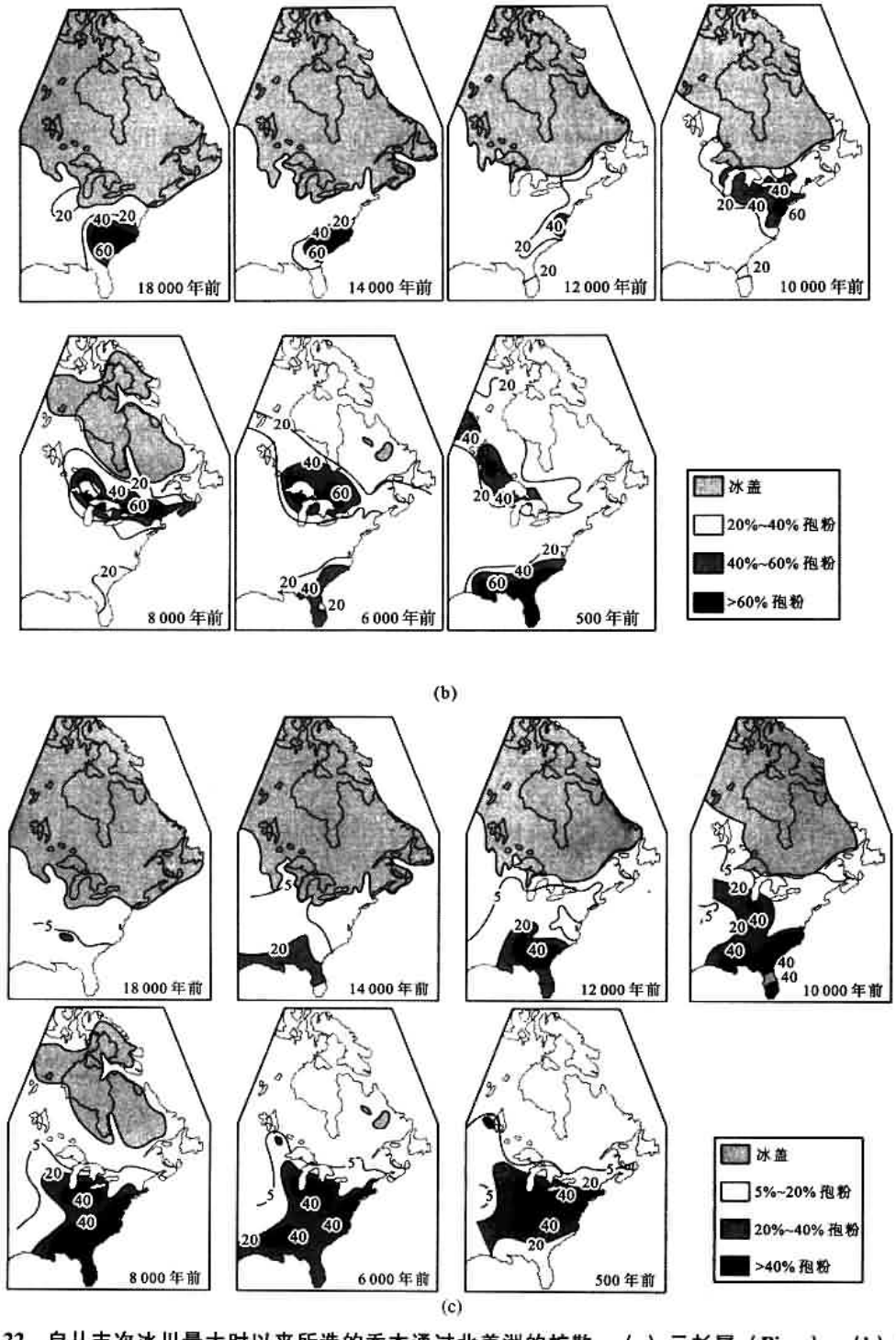


图 10.22 自从末次冰川最大时以来所选的乔木通过北美洲的扩散：(a) 云杉属 (*Picea*)；(b) 松属 (*Pinus*)；(c) 栎属 (*Quercus*)。年代是现今以前 (BP) 的放射性年，它们尚未按太阳年校正。等值线 (等孢粉线) 连接来自适当时期的湖泊沉积物中的相等量孢粉代表位点。(自 Jacobson *et al.*[37])

干燥的陆地

孢粉分析在重建全新世植被历史上的应用不限于寒温带地区。在湖泊存在和沉积物能够取样的地方，它已经证明是了解世界的干燥陆地的历史的一种十分宝贵的工具。来自叙利亚的孢粉图解表明，栎属森林推进到在最大冰川时保持的干燥草原植被中。事实上，世界的那个部分目前由荒漠或者在最大冰川时受相似干燥气候之苦的半干旱密灌丛占据，但是冰川作用的结束重新给许多这样的干燥区域带来雨水。在撒哈拉附近的湖泊研究提示，在一系列阶段中环境变得比较湿润，大致在 14 000 年前开始，但是在幼多瓣木时有一个短暂的干旱时期。然后，全新世的早期为从非洲经过阿拉伯到印度的许多目前的沙漠区域提供一个潮湿时期。湖泊存在于印度西北部的拉贾斯坦沙漠的中部，而尼罗河流下来汹涌的淡水在东地中海产生了水的分层，低密度的淡水处在高密度的盐水上方。结果下层氧气耗竭，沉淀了叫做腐烂污泥的黑色缺氧沉积物[38]。

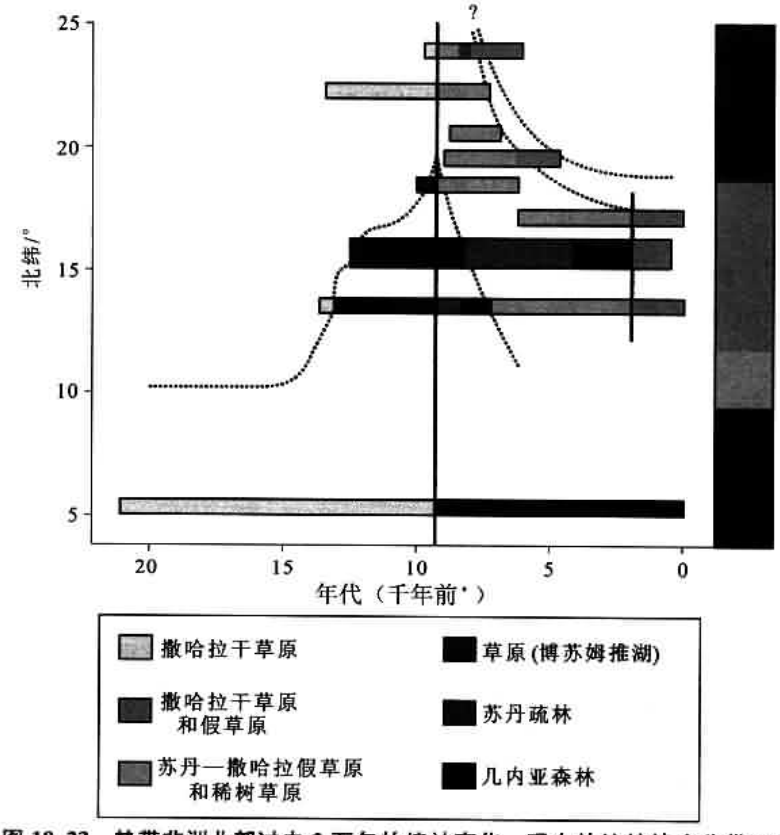


图 10.23　热带非洲北部过去 2 万年的植被变化。现在的植被纬度分带示于图解的右侧，并且能够看到这种分带在当前间冰期的早期阶段 9 000 年到 7 000年前的时期在大约北纬 5°被替代。(自 Lezine[39])

* 原文作 $10^3 yr^{-1}BP$，似有误，已改正——译注。

潮湿允许稀树草原和雨林向北伸展，而图 10.23（图版中有该图彩版）概括了来自南部境位的许多孢粉图解的数据[39]。能够看到比较潮湿生物群落的扩张，接着是在大约 5 000 年前干旱再次到来时它们的收缩。撒哈拉沙漠古代的岩画十分丰富，有些时间回溯到 8 000 多年以前，而这些古老的岩画刻画了现在与稀树草原相联系的大型狩猎动物，证实了孢粉的证据。在 7 500 年与 4 500 年前之间图画的刻画者们明显地是牧人，他们在岩石上刻画他们的牲畜，岩石的地点今天当然不能放牧牲畜。那个时间以后，由于干旱气候比较严酷起来，牛的画面被骆驼和马的画面取代，并且当地民众的习惯和所养家畜也相应改变。

世界的大沙漠许多明显是从我们的间冰期的后一半的气候变化开始的。然而，这个时期日益增加的人类活动明显地把画面复杂化了。有些研究者相信，人类的开发甚至在史前时期也可能导致了沙漠的发展，如同在拉贾斯坦沙漠的情况，那里的日益干旱伴随了印度河谷地文明的耕作发展。在这样的状况下，确定人类在沙漠扩散中的作用是困难的。

概念专栏 10.3 卢西塔尼亚遗产

然而，有一个植物地理学家大有兴趣的植物类群，在海平面上升把爱尔兰与不列颠其余诸岛分隔以前到就成功到达那个国家，这被称为卢西塔尼亚植物群（Lusitanian flora）。卢西塔尼亚是罗马帝国的一个省份的名字，包括整个葡萄牙和西班牙的部分，顾名思义，卢西塔尼亚植物群与伊比利亚半岛的植物群有亲缘关系。有些植物——诸如莓实树（Arbutus unedo）（见第 4 章，第 79 页）和大叶捕虫堇（Pinguicula grandiflora）——没有发现在不列颠大岛野外生长。其他的诸如细角欧石南（Erica vagans）和灰白捕虫堇（Pinguicula lusitania），在英格兰西南部和爱尔兰都能见到。因此，可能在冰后期，这些植物从葡萄牙和西班牙扩散，沿欧洲的大西洋海滨而上，但是尔后被上升的海平面切断。在末次冰川作用时，这些物种的一些或者全部可能在爱尔兰西南海洋边存活，但是缺少直接的证据。

变化的海平面

间冰期是海平面发生变化的时代，而当前的间冰期也不例外。冰融化释放大量的水进入海洋，造成海平面相对于陆地（海面变化的）上升。在许多地方总计可能多达 100 m。另一方面，在那些陆块上作为冰川中心的冰帽的消失减轻了地球地壳的重量负担，造成陆地表面相对于海平面的（均衡）上升*。这些过程的相对重要性不同，取决于一个区域冰的负荷有多大。在西欧，结果是北海南部和英吉利海峡的海平面相对于当地的陆地表面普遍升高。在冰期时是欧洲大陆的一个半岛的不列颠，就这样逐渐成为一个岛屿。来自荷兰的浸没的泥炭层提示，在大约 10 000 年和 6 000 年前之间海平面有一次迅速上升，而后逐渐缓慢下来。到这后一个年

* 原文 upwarping，应为 upwarding 之误——译注。

代，英格兰与大陆欧洲的联系被割断了。在这个时间，移动速度缓慢的许多植物仍旧没有越过海峡进入不列颠，于是永远被排除在不列颠植物区系之外。爱尔兰与不列颠其余部分的分隔发生得更早，因为它们之间有更深的海峡，并且不列颠的许多乡土物种没有远在西边的爱尔兰确立它们自身。结果，不见比如心叶椴（*Tilia cordata*）和王孙（*Paris quadrifolia*）等植物在爱尔兰野外生长。

一些哺乳动物也没有穿越进入爱尔兰，难以解释在亲缘密切的物种成功时它们为什么没有。例如，小鼩鼱到达爱尔兰，可是普通鼩鼱没有（图 10.24a，b）。或许这与它们的生境适宜有关。因为小鼩鼱见于高沼泽地，并且如果陆桥的状况是潮湿、泥炭气味的和酸性的，它们可能生活得比普通鼩鼱好。白鼬也到达爱尔兰了，但是伶鼬没有（图 10.24c，d）。在这种状

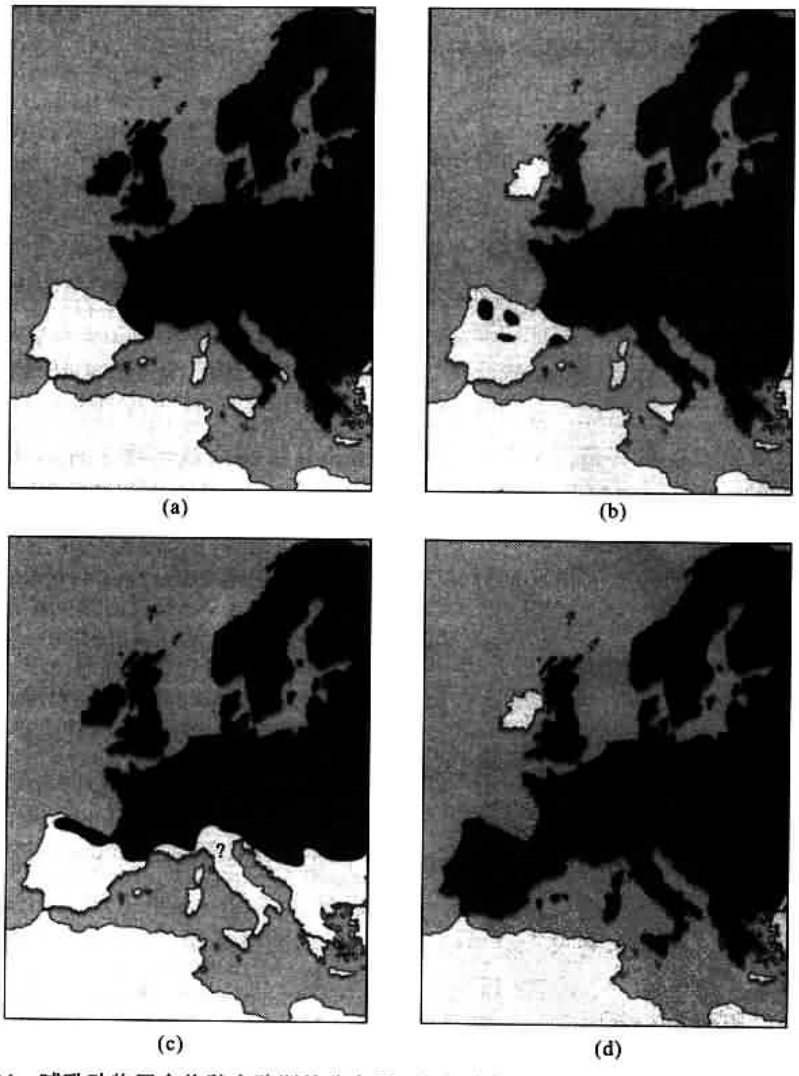


图 10.24　哺乳动物四个物种在欧洲的分布图：(a) 小鼩鼱 (*Sorex minutus*)；(b) 普通鼩鼱 (*S. araneus*)；(c) 白鼬 (*Mustela ermines*)；(d) 伶鼬 (*Mustela nivalis*)。在这些物种之中，小鼩鼱和白鼬到达爱尔兰，但是普通鼩鼱和伶鼬没有到达。

况下到达可能是由于纯粹的机会。如果一只怀孕的雌兽来到一块植被漂筏上，可能足够在该岛上形成种群。在爱尔兰的一些考古地点发现小型哺乳动物，像林鼠（wood mouse），增加了有些植物和动物被史前人类带过海的可能性。甚至在前农业时代，一些大型哺乳动物到达隔离的岛屿上，也可能是人类运输的结果。例如，在不列颠的中石器（中石器时代）人可能担负了携带马鹿（*Cervus elphus*）到爱尔兰和其他近海的岛屿比如设德兰。马鹿是这些人们的主要狩猎动物，他们没有真正驯养动物和植物，甚至在原始的小船里运输幼小动物也不太困难。

当前间冰期中上升的海平面也造成了世界的许多其他部分的陆地联系的切断。例如，西伯利亚和阿拉斯加有相连的地方，现在已是白令海峡，海峡多处仅仅 80 km（50 英里）宽和 50 m（160 英尺）深。这个高纬度陆桥仅仅对于北极物种是一条合适的分散路线，但是有人相信人类通过它进入北美洲大陆 （见第 282 页）。

温暖时期

当前间冰期的最温暖时期从间冰期的早期延续直到大约 5 500 年前。在这个时间需暖物种向北伸展到比它们现在更远的地方。例如，欧榛（*Corylus avellana*）在瑞典和芬兰远比它们今天更北的地方见到。这表示环境自从那时起变冷。树桩的残余埋在高海拔的大山上和远在加拿大北极区的树木线之北的泥炭沉积物之下，也有对前面年代的比较有利环境的证据。然而，事情并不总是它们看起来的那样，并且人们必须记着人类在开垦森林和改变环境上的可能干系。例如，人类可能在森林开垦上发挥了重大作用，导致在西欧出现了许多所谓的“毯子沼泽”[40]。通过砍伐树木，他们创造了一组新的水文条件，而浸水的土壤开始积累泥炭。史前的放牧者继续不断地焚烧和放牧使得森林不可能重新侵入。但是乔木的缺乏并不意味着气候不再适合于它们的生长；正如沙漠的情况那样，人类限制植物和动物的分布的程度是往往难以正确评价的。

气候和火灾也是相互作用的，如同在北美洲中部的高草原地区那样。高草原的过去历史上的火灾的频率测量表明，在气候比较寒冷时火灾之间的时间增加，因此植被的组成可能由气候决定，但是以一种间接的方式[41]。在欧洲的地中海地区，栎属疏林以前的范围比如今的大，但是在这里人类的活动有几千年的强烈影响，因此，气候对植被的影响是难以分清的。

日渐温暖引起早全新世温带区域森林的扩散，产生了浓密荫蔽、不适于以前在冰期结束时广布的许多植物生存的环境。这些植物有的是北极/高山物种，也是生理上不适宜于高温环境的。许多这样的植物，例如多瓣木在夏季温度高（在不列颠为 23℃以上，在斯堪的纳维亚为 27℃以上）时生长很差。因此，在冰川后期发生的温度变化，对这样的物种是有害的，使它们中的许多局限在比较高的海拔高度，尤其是低纬度地区。其他植物物种可能是比较耐高温的，但是又不能在浓密荫蔽下存活。被森林覆盖的低纬度、低海拔生境不适于这些物种的继续生长，而它们许多也变得局限在高山，那里来自遮荫乔木和灌木的竞争没有发生到相同程度。但是对于这些物种存在别的机会，因为某种原因没有森林的低地环境提供了避难的地方。海边沙

丘、河岸峭壁、受周期性洪水扰动的生境、陡坡全都提供了不够稳定的条件，阻碍森林发展，却使这些植物存活。

这些过程的结果是孑遗分布格局（见第 74 页）的产生。有时物种分离成分散的种群，尽管它只延续了大约 1 万年，但是可以导致遗传趋异，如同滨海车前（*Plantago maritima*）的情况那样，它既在山地也在海滨生境生存，但是两种环境的不同选择压力造成了两个宗之间的生理趋异。海滨宗能够应付高盐度，但是有对霜冻比山地宗敏感的倾向。

受竞争性不适宜而不是受气候因子限制的、不大顽强的植物物种，有的利用人类定居和农业所提供的被扰动环境。在温带地区形成森林时这些植物的遭遇如此可怜，变成了现代的杂草和机会主义者。于是气候变化和人类生境扰动相互作用造成了各个物种的不同历史。

气候变冷

如同我们已经看到的那样，在当前间冰期即全新世的气候变暖是十分迅速的。然而，生物对这种变化的反应是不同的，有的迅速，像能动的甲虫，其他的缓慢，像树木。假使我们知道末次冰川时气候不稳定性的知识，如同冰芯和海洋沉积物中氧同位素曲线所证明的那样，人们就可以预见全新世的气候不可能是简单和不变化的了。重要的是我们尝试尽可能详细地重建全新世的气候。因为这将帮助我们解释生物的现今分布格局，并且帮助我们尝试预见未来的气候，那对自然保护学家和农学家同样重要。

有许多气候重建和建模所能根据的证据来源。我们业已看到湖泊沉积的孢粉分析提供了一些有用的资料，但是这些分析的结果虽然提供了过去植被变化的信息，但是在供给有关气候的资料方面不是十分精确。植被对气候变化有反应颇为缓慢的倾向，并且也受其他因子，尤其是人类活动的影响。过去 12 000 年的植被格局肯定表明了气候的总体变异，如同在图 10.22 中证明的那样，但是关于小范围的气候变化，我们需要分辨率更高的技术。

氧同位素曲线是有用的，并且提供了关于温度变化的信息。例如，在格陵兰，氧同位素曲线[42]表明在大约公元 700—1 200 年之间的温暖状况，接着是比较寒冷的状况直到 19 世纪晚期。这与历史记录良好吻合。

一项日益证明有价值和可靠的技术是沼泽中泥炭生长速率的测量。泥炭积累在酸性沼泽里，因为分解速率跟不上枯落物在沼泽表面沉淀的速率。沼泽植被的湿度和酸性导致微生物活性低，因此分解缓慢，而腐烂的速率是与表面的水浸透有关的。沼泽的可能生长值作为气候的代表记录，是 19 世纪后期在斯堪的纳维亚和德国北部的沼泽中最先认识到的。一个水平特别显著并且被认为代表一次广泛的和严酷的气候变化，涉及比较高水平的降水和比较低的温度导致比较缓慢的蒸发。在这些比较潮湿的条件下，沼泽苔藓生长迅速，而分解被减少，因此形成的泥炭看起来是新鲜和未分解的，并且颜色往往是淡的，而腐殖程度高的泥炭倾向于深色。在泥炭沼泽被侵蚀或开采做燃料的地方，追踪在广阔面积上表示泥炭由深而淡变化的一个地层水平是可能的。那时这条途径的主要问题是，没有办法保证在一个地点这样的泥炭变化在另一个地点以相似的变化同时发生。局部因子诸如小气候状况或者表面水运动格局和水塘的形成，能够在不同地点以不同方式影响泥炭的积累速率。只有可靠的测年技术能够决定泥炭变化是否在

广阔面积上同步。放射性测年，特别是原子质谱的使用，能用很少的泥炭样品测年，导致将广阔面积上泥炭生长速率作为重建气候变化的手段的兴趣大大上升[43,44]。

泥炭变成腐殖质（和因此产生的颜色）的变化往往在野外剖面上是清晰可见的，并且能够通过每个样品的腐殖酸水平的分析定量。比较淡、成腐殖质比较少的泥炭变化，被认为代表一次可能的气候恶化。“恶化”这个词的使用，虽然频繁地见于科学文献上，但不是很有帮助。虽然我们作为人类可以把比较寒冷和潮湿的状况看做不如比较温暖和比较干燥的状况合意（尤其是如果我们生活在高纬度地区），但是这种表达分明是有偏差的表达，并不适用于所有生物（尤其是沼泽苔藓，它们在这些“恶化”状况下繁荣）。相似的，“气候最适”是误导的，因为它显示了一种人类偏见。因此，最好是避免使用这些术语。图 10.25 显示许多在北大西洋地区工作的科学家的工作结果的汇集。年代是近似的，因为它们是根据放射性碳样品测定，它们往往有 150 年或更多的误差。最普遍出现和广泛的年代受到强调，因为在指示北大西洋地区气候变化导致比较寒冷和潮湿状况方面，这些是最可靠的。这个地区的全新世的前面部分有普遍温暖和干燥的气候，但是大致在距今 5 400 年前时开始严酷了。气候继续波动，有比较潮湿和干燥的事件，但是公元前第一个千年的变化（大约在距今 2 800～2 400年前）是深刻的，并且对那个时候人类（青铜器时代/铁器时代）的定居格局有相当的影响。这可能与引起早期的斯堪的纳维亚和德国科学家注意的、显著而广布的泥炭水平相当，他们给予它“Grenzhorizont”（界线水平）的名称。

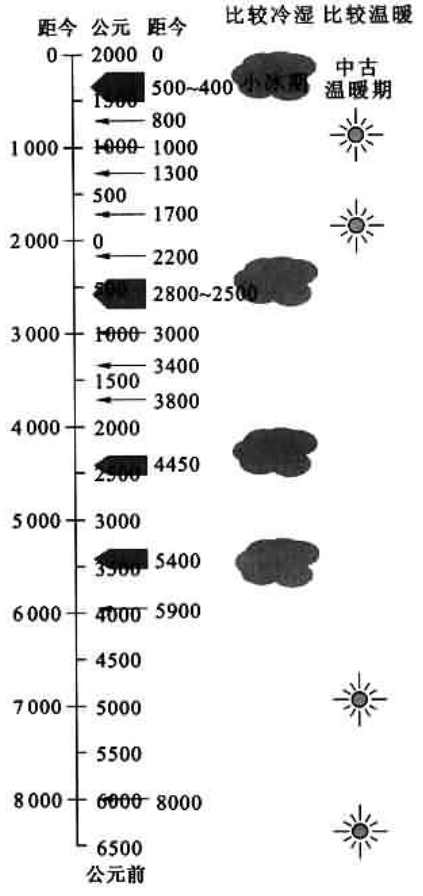


图 10.25 全新世时北大西洋地区气候湿度增加的时期。这些气候变化的年代是从该地区的沼泽生长的增加速度推导的。

树轮的研究也提供重建过去气候的手段。来自冬夏交替明显的温带气候的树木，呈示周年生长轮，轮的宽度对应于树木在那个季节达到的生长量。气候对于有关的树木物种次最优的年份，产生比较狭窄的生长轮。例如，加拿大北部黑云杉的生长[45]，在公元 1500—1600 年之间显示一系列越来越窄的年轮，表示生长条件下降。在这个例子中，年轮大概反映了低温，因为这个时期标志所谓“小冰川时代”（Little Ice Age）的一个严酷阶段的开始。这是在公元 1300—1850 年间一个普遍低温的漫长时期，在北半球明显覆盖一个非常广大的区域。

气候变化的证据的其他来源是由湖泊平面提供的，湖泊平面对水的注入、排出和蒸发的平衡是敏感的。在北美洲的北部大平原地区，干旱时期可以造成蒸发增加，那又导致水的盐度上升。湖泊盐度的变化对湖泊的生物区系、尤其微小的浮游硅藻有许多作用。北达科他州的湖泊盐度变化的研究[46]表明，大致在公元 1150 年，盐度有一次突然下降。在北大西洋地区造成小

冰期的气候变化，在这里北美洲的大陆地区引起降水量增加和盐度下降（图 10.26）。

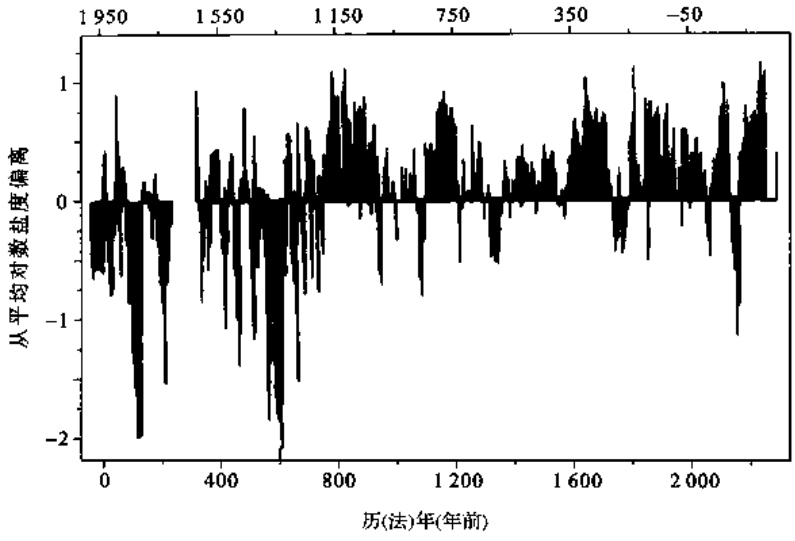


图 10.26　从化石硅藻的分析确定的北达科他州（大平原）月湖（Moon Lake）的沉积物中盐度的变化。由干旱和蒸发引起的成盐事件在公元 1200 年以前比那时以后频繁。（自 Laird *et al.*[46]）

有记录的历史

人类一旦登场，他们就往往漫不经心地开始留下有关气候及其变化的信息。早期的记录提供了线索而不是精确的信息，比如在撒哈拉发现的古代狩猎场景的岩画，它们表明那时它的气候不如今天干燥。随着书写的发展，开始做比较精确的气候变化的记录。例如，有公元前 325 年靠近冰岛的北极海大量的冰的记录，表明当时冬季温度很低。然而在罗马帝国的全盛期，在气候上有逐渐的改善，甚至在不列颠群岛那样相对荒凉的地方，可以有比如葡萄（*Vitis vinifera*）和大麻（*Cannabis sativa*）等作物的生长。这个比较温暖、比较稳定的时期在公元 1000—1200 年间达到最佳（中古温暖期），那以后气候再次变冷。

1250 年阿尔卑斯山冰川形成，并且北极海里大量的冰前进到它 10000 年里的最南的位置。1315 年在欧洲北部开始了一系列寒冷的夏季，而它们导致作物歉收和饥荒。气候变冷在公元 1300—1850 年间的“小冰期”继续并积累，那时冰川达到它们自从更新世冰期末以来最前面的位置[47]。在这个时期，由于越来越冷的环境，中欧山脉上的树木不能在它们以前的高度上生长。1700 年特别是自 1850 年后欧洲的气候有点儿变暖。1940 年以后又稍微变冷，那时冬天变得更为寒冷，但是自从 1970 年以后全球平均温度再次上升。对气候学家说来，一个重要问题是人类的活动影响目前的气候趋势的程度。对于生物地理学家，主要任务是检测植物和动物反应的目前变化，并且尽可能预测将来可能引起什么。

摘 要

1. 在新生代观测到的全球温度的全面下降，最后造成过去200万年的第四纪冰川时代。

2. 在第四纪内，冰期和间冰期以一种循环的格局交替，但是一般寒冷时期占优势。

3. 生物群落改变了它们的分布格局，植物和动物的群落在新的聚群中分解和重组。在这个过程中有的物种绝灭了。

4. 现在被看做生物多样性热点的许多区域在寒冷的事件中改变很大，包括赤道地区的雨林，可能面积减少并且破碎了。

5. 许多因子与冰期、间冰期的循环发展有关，主要是外部的天文因子，但是也包括内部变化，诸如海洋/大气循环格局、与活的生态系统反馈、也许还有火山活动。

6. 气候变化未必是一个平稳、逐渐的过程；它可以急剧改变，并且是在几十年非常显著的事情，如同在11 000年和10 000年前之间寒冷的幼多鲜木期的情况那样。在这样的变化中关键的是海洋运输带不能维持它的全球热量传递。

7. 湖泊和泥炭沉积物的孢粉分析，允许详细重建主要乔木属的移动速度和它们在当前间冰期的气候温暖时采取的方向。

8. 过去10 000年（全新世）的气候变化在湖泊沉积物、冰盖、海洋沉积和在人类历史记录中是记录良好的。在5 000年到3 000来年前看来有一个比较温暖和干燥的时期，自那以后环境变得比较冷。这些时期的全球海平面变化在交替，并且在物种的扩散过程中产生了它们散布的阻限。

扩充读物

Beerling DJ, Chaloner WG, Woodward FI, eds. Vegetation-climate-atmosphere interactions: past, present and future. *Phil Trans R Soc London B* 1998; 353: 1-171.

Delcourt HR, Delcourt PA. *Quaternary Ecology: A Palaeoecological Perspective*. London: Chapman&Hall, 1991.

Lowe JJ, Walker MC. *Reconstructing Quaternary Environments*. London: Longman, 1996.

Moore PD, Chaloner B, Stott P. *Global Environmental Change*. Oxford: Blackwell Science, 1996.

Pielou EC. *After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America*. Chicago: University of Chicago Press, 1991.

Tallis JH. *Plant Community History*. London: Chapman & Hall, 1991.

参 考 文 献

1 West RG. *Pleistocene Geology and Biology*, 2nd edn. London Longman, 1977.

2 Jansen E, Sjoholm J. Reconstruction of glaciation over the past 6 Myr from ice-borne deposits in the Norwegian Sea. *Nature* 1991; 349: 600-3.

3 Moore PD, Chaloner B, Stott P. *Global Environmental Change*. Oxford: Blackwell Science, 1996.

4 WinogradIJ, Szabo BJ, Coplen TB, Riggs AC. A 250 000-year climatic record from Great Basin vein calcite: implications for Milankovitch theory. *Science* 1988; 242: 1275-80.

5 Emiliani C. Quaternary paleotemperatures and the duration of high temperature intervals. *Science* 1972; 178: 398-401.

6 Moore PD, Webb JA, Collinson ME. *pollen Analysis*, 2nd edn. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1991.

7 Stevenson AC, Moore PD. Pollen analysis of an interglacial deposit at West Angle, Dyfed, Wales. *New Phytologist* 1982; 90: 327-37.

8 Lowe JJ, Walker MJC. *Reconstructing Quaternary Environments*, 2nd edn. London: Longman, 1996.

9 Kerr RA. Second clock supports orbital pacing of the ice ages. *Science* 1997; 276: 680-1.

10 Delcourt HR, Delcourt PA. *Quaternary Ecology: A Paleoecological Perspective*. London: Chapman & Hall, 1991.

11 FAUNMAP Working Group. Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations. *Science* 1996; 272: 1601-6.

12 Dansgaard W, Johnsen SJ, Clausen HB, Dahl-Jensen D, Gundestrup NS, Hammer CU, Hvidberg CS, Steffensen JP, Sveinbjornsdottir AE, Jouzel J, Bond G. Evidence for general instability of past climates from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 1993; 364: 218-20.

13 Whitlock C, Bartlein PJ. Vegetation and climate change in northwest America during the past 125 kyr. *Nature* 1997; 388: 57-61.

14 Kershaw AP. A long continuous pollen sequence from north-eastern Australia. *Nature* 1974; 251: 222-3.

15 Jolly D, Taylor D, Marchant R, Hamilton A, Bonnefille R, Buchet G, Riollet G. Vegetation dynamics in central Africa since 18 000 yr BP. Pollen records from the interlacustrine highlands of Burundi, Rwanda and western Uganda. *J Biogeogr* 1997; 24: 495-512.

16 Tallis JH. *Plant Community History*. London: Chapman & Hall, 1991.

17 Wells G. Observing Earth's environment from space. In: Friday L, Laskey R, eds. *The Fragile Environment*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1989.

18 Brown JH. The desert pupfish. *Sci Am* 1971; 225 (11): 104-10.

19 Ganopolski A, Rahmstorf S, Petoukhov V, Claussen M. Stimulation of modern and glacial climates with a coupled global model of intermediate complexity. *Nature* 1998; 391: 351-6.

20 Hays JD, Imbrie J, Shackleton NJ. Variations in the Earth's orbit: pacemaker of the ice ages, *Science* 1976; 194: 1121-32.

21 Petit JR, Jouzel J, Raynaud D. Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 1999; 399: 429-36.

22 Sigman DM, Boyle EA. Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide. *Nature* 2000; 407: 859-69.

23 Woodward FI. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO_2 from pre-industrial levels. *Nature* 1987; 327: 617-18.

24 McElwain JC. Do fossil plants signal palaeoatmospheric CO_2 concentration in the geological past? *Phil Trans R Soc Lond B* 1998; 353: 83-96.

25 Broecker WS, Denton GH. What drives glacial cycles? *Sci Am* 1990; 262 (1): 43-51.

26 Bray JR. Volcanic triggering of glaciation. *Nature* 1976; 260: 414-15.

27 Moore PD, Chaloner B, Stott P. *Global Environmental Change*. Oxford: Blackwell Science, 1996.

28 Lowe JJ. Late glacial and early Holocene lake sediments from the northern Apennines, Italy—pollen stratigraphy and radiocarbon dating. *Boreas* 1992; 21: 193-208.

29 Broecker WS, Kennett JP, Flower BP, Teller JT, Trumbo S, Bonani G, Wolfli W. Routing of meltwater from the Laurentide Ice Sheet during the Younger Dryas cold episode. *Nature* 1989; 341: 318-21.

30 Jones GA. A stop-start ocean conveyer. *Nature* 1991; 349: 364-5.

31 Fairbanks RG. A 17 000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation. *Nature* 1989; 342: 637-42.

32 Smith JE, Risk MJ, Schwarcz HP, McConnaughey TA. Rapid climate change in the North Atlantic during the Younger Dryas recorded by deep-sea corals. *Nature* 1997; 386: 818-20.

33 Benson L, Burdett J, Lund S, Kashgarian M, Mensing S. Nearly synchronous climate change in the Northern Hemisphere during the last glacial termination. *Nature* 1997; 388: 263-5.

34 Dansgaard W, White JWC, Johnsen SJ. The abrupt termination of the Younger Dryas climate event. *Nature* 1989; 339: 532-4.

35 Bennett KD. Postglacial population expansion of forest trees in Norfolk, UK. *Nature* 1983; 303: 164-7.

36 Camill P, Umbanhower CE, Teed R, Geiss CE, Aldinger J, Dvorak L, Kenning J, Limmer J, Walkup K. Late-glacial and Holocene climatic effects on fire and vegetation dynamics at the prairie-forest ecotone in south-central Minnesota. *J Ecology* 2003; 91: 822-36.

37 Jacobson GL, Webb T, Grimm EC. Patterns and rates of change during the deglaciation of eastern North America. In: Ruddiman WF, Wright HE, eds. *The Geology of North*

America, Vol. K-3. New York: Geological Society of America, 1987: 277-88.

38 Rosignol-Strick M, Nesteroff W, Olive P, Vergnaud-Grazzini C. After the deluge: Mediterranean stagnation and sapropel formation. *Nature* 1982; 295: 105-10.

39 Lezine AM. Late Quaternary vegetation and climate in the Sahel. *Quaternary Res* 1989; 32: 317-34.

40 Moore PD. The origin of blanket mire, revisited. In: Chambers FM, ed. *Climate Change and Human Impact on the Landscape*. London: Chapman & Hall, 1993: 217-24.

41 Bond WJ, van Wilgen BW. *Fire and Plants*. London: Chapman & Hall, 1996.

42 Dansgard W, Johnsen SJ, Reeh N, Gundestrup N, Clausen HB, Hammer CU. Climate changes, Norsemen and modern man. *Nature* 1975; 384: 24-8.

43 Barber K, Maddy D, Rose N, Stevenson AC, Stoneman RE, Thompson R. Replicated proxy-climate signals over the last 2000 yr from two distant UK peat bogs: new evidence for regional palaeoclimate teleconnections. *Quaternary Sci Rev* 2000; 19: 481-7.

44 Blackford JJ. Palaeoclimatic records from peat bogs. *Trends Ecol Evol* 2000; 15: 193-8.

45 Payette S, Filion L, Delwaide A, Begin C. Reconstruction of tree-line vegetation response to long -term climate change. *Nature* 1989; 341: 429-32.

46 Laird KR, Fritz SC, Maasch KA, Cumming BF. Greater drought intensity and frequency before AD 1200 in the Northern Great Plains, USA. *Nature* 1996; 384: 552-4.

47 Crowley TJ, North GR. *Paleoclimatology*. New York: Oxford University Press, 1991.

第 11 章　改造这个行星

更新世是一个气候不稳定的时代，对生物在地球表面的分布格局有很大影响。它是一个绝灭的时代，但是它也是一个进化的时代，因为新的物种出现，它们有能力应付迅速变化的环境。在这些进化着的类群中有灵长类，并且这些哺乳动物将产生一个物种，它对地球的生物地理学的影响比冰川时代达到的更大。那个物种就是我们自己，智人（*Homo sapiens*）。我们来到这个行星上预示了全球改造的开始。

人类的出现

人类的化石历史仍然很不完整，但是每年都有新化石的出现，帮助填补空白，并且提供解剖学上现代人类怎样出现的比较详细的图画。大约 4 000 万年前西半球和东半球的灵长类互相分开来，而东半球的一枝正是人类的祖先。人类祖先一枝与巨猿的分离被认为发生在大约 700 万年前（图 11.1）[1]。这个估计所根据的证据主要来源是人类和黑猩猩之间的遗传相似性；人类遗传组成的几乎 99%是与黑猩猩共同的，因此它们的进化趋异在地质年代上必定是相对晚近的。2002 年，米歇尔·布吕纳（Michel Brunet）和他的研究伙伴[2]发现 6 块化石骨头标本（一块颅骨和一些下颚骨），他们有人科的相似性，并且被定为人类进化线上的一个新的属。它们被叫做乍得撒哈尔人（*Sahelanthropus tchadensis*）。直到这个时候为止，大多数与早期人类进化相关的发现都是在东非发现的，但是这一组化石来自撒哈拉沙漠以南撒哈尔地区的非洲乍得国。与这些人科发现相伴的化石动物群提示，年代大约为 600 万～700 万年前晚中新世。因此，如果从猿进化路线分离的遗传估计是正确的话，撒哈尔人（*Sahelanthropus*）很可能是与巨猿进化线对立的人类发展线上很早的生物之一。

究竟有一条来自与黑猩猩共同的祖先的单独发展路线，还是有一个颇为凌乱的发展系列互配繁育并且归结为人类路线发展，与此有关的争论依旧存在。不论情况是哪一种，人科路线的分离涉及比较多的两足行走现象、比较大的脑和比较大的巧手。当黑猩猩进化线作为森林动物还待在乔木比较低的树冠中时，人科的祖先就占据稀树草原疏林和草原。撒哈尔人化石在撒哈尔地区的发现提示，人科进化过程发生在一个广阔区域，并不局限在东非。撒哈尔人的颅骨有黑猩猩的特征，从后面看时是显著的，但是从前面看时很像南（方古）猿属（*Australopithecus*），后者是人科的一个属，在 300 万年后变得非常重要。它的发现给那些认为人类进化是从单一路线发生的人以有力的支持，因为它的确有人们预期的这样一种起源的性状组合。

东非和南非广泛记录了撒哈尔人之后出现的南猿的化石遗存，最早的发现是在坦桑尼亚和埃塞俄比亚，年代在 400 万年前左右。在这个年代的化石中，后来被称为“露西”

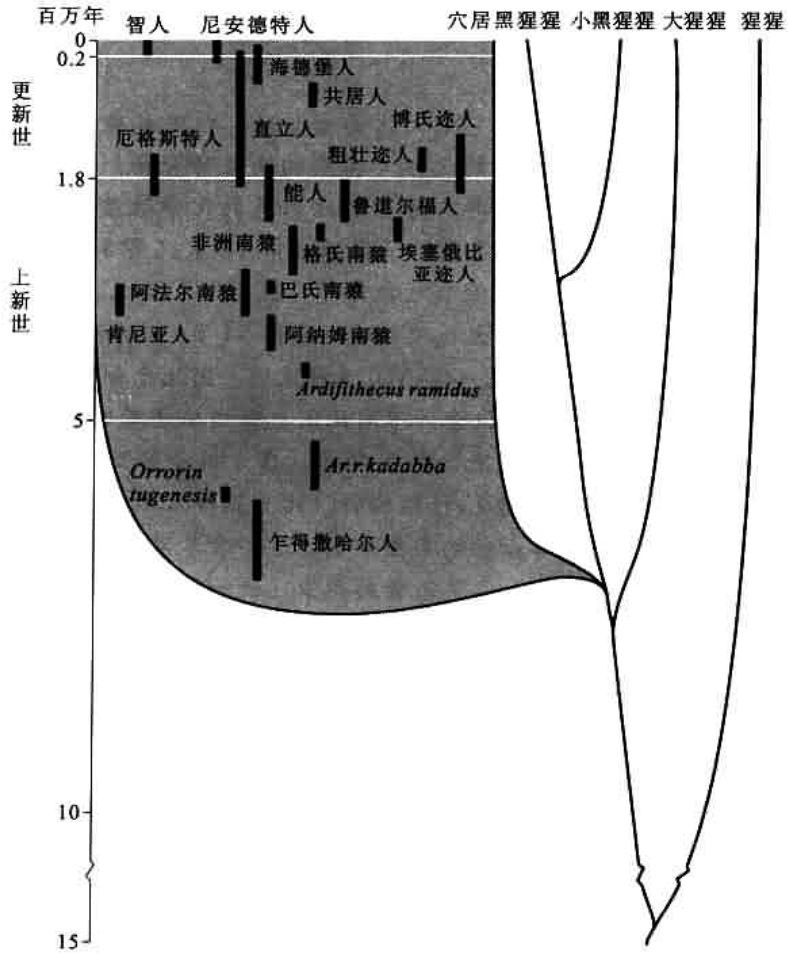


图 11.1　人科进化线和巨猿之间的可能关系图。两者之间的趋异发生在 700 万年前的地区某个时间。(自 Carroll[1])

(Lucy) 的顶骨，提供了有关早期人科的大量解剖学信息。这些化石被定名为阿法尔南猿 (*Australopithicus afarensis*)，认为它们是用后肢直立行走——这个结论受到来自坦桑尼亚的火山灰中的化石人类脚印的不寻常发现的支持[3]。这些生物生活的生境是开阔的疏林和稀树草原，远离稠密的热带雨林，但是很少知道它们精确的生活方式和它们在生态系统中占据的生态位。可能的是它们靠两腿行走，多半以黑猩猩能做的那种方式，以自由的双手使用工具，但是没有它们广泛改造天然工具的任何证据。事实上，露西和其他阿法尔南猿的骨头构造的分析表明，它们没有制造工具的合适手构造[4]。它们大概满足于使用它们自己找到的棍棒和石头。不论它在生态系统中的生态角色是什么，我们必须把这个原始的人科看做它占据的生态系统的复杂的食物网中的又一个物种。没有理由相信它比任何其他物种的影响多。

概念专栏 11.1 南猿亚科食谱

南猿亚科的食物是难以确认的。它们大体是素食的，但是就像黑猩猩那样，也偶尔取用动物猎物。有人尝试了使用它们的化石牙齿重构南猿的食物。牙齿的珐琅质是极其坚硬耐磨的，并且能完整保存几百万年。牙齿的珐琅质的化学性质可以反映食物，尤其含在它之内的碳同位素。这个方法的更多细节提供在第 13 章（第 336 页）中，但是这种技术根据的事实是：在植物中运行着两个光合作用系统，即 C_3 和 C_4（加上 CAM），作为两种不同的酶活动的结果，积累来自大气中的碳（见第 84 页）。两种酶有两种碳同位素 ^{13}C 和 ^{12}C 之间的不同判别能力，^{13}C 被 C_4（CAM）系统浓缩。因此光合作用的有机产物不同，取决于哪种类型植物建构它们。碳同位素的不同比例也传递给消费它们的动物，因此植物或动物有机物的分析帮助决定它们的光合作用起源。在分析南猿亚科的化石珐琅质时[5]，发现它富含 ^{13}C，提示南猿的食物或者 C_4 植物物种（比如热带禾草，包括它们的根和种子）丰富，或者消费 C_4 植物物种的食草动物的肉类丰富。这些食草动物可能包括了大型哺乳动物，比如长颈鹿、羚羊和牛科以及以禾草为食的昆虫。进一步的证据包括牙齿的珐琅质缺少磨损，和缺少研磨多纤维的禾草所需要的任何手段，提示放牧动物的消费是对南猿中碳同位素的比例最可能的解释。因此，这些证据肯定地意味着这些人科动物生活在开阔的稀树草原环境中，并且也提示动物形成了它们的食物的一个重要部分。

到 250 万年前，在人科路线上发生了进化发展，并且东非至少有人科的 3 个物种存在（图 11.2）：两个是南猿属（*Australopithecus*）的物种，但是第三个属于我们自身这个属，并且被叫做能人（*Homo habilis*）。这个物种的脑比它的亲属的大，并且有它能修饰石器的证据[6]，这表明一个显著的文化变化，在沿人属（*Homo*）发展路线上将继续有显著的重要性。令人惊奇的是，跟随着工具制造文化的发展，在下一个 100 万年技术上没有发生实质的改变。有关能人的食物和生态角色的知识仍然零碎，但是相信食物中的肉量增加了。

100 万年前的某个时间一种新的人科直立人（*Homo erectus*）出现在舞台上，并且有充分的理由相信这个新的物种是能人的直接进化产物。直立人有两个方面的生物地理学意义：一是它的文化发展，二是它的分布变化。在文化方面，我们发现了精细得多的石器，包括可以叫做手斧的器物，甚至更重要的是某些直立人的种群有使用火的证据。显然这后一种发展为物种提供了比迄今的任何其他文化发展都深刻地改变它的环境的能力。虽然火被用做制备食物的一种手段，但是火作为狩猎中的助力的潜能必定被这个聪明的物种所欣赏，并且必定通过加在它的周围的植物区系和动物区系上的约束感觉到了后果。该物种的分布也是有趣的，因为这是我们的属在非洲之外发现的第一个物种，并且到 100 万年前它扩散进入东亚、爪哇和南欧。在爪哇的一些发掘表明，直立人可能至迟在末次冰川时代（5 万年前）就在东南亚生存了，在这种情况下它与我们自身的物种在那个区域上有所交叠[8]。

在德国北部压紧的泥炭沉积中埋藏的狩猎梭镖的发现[9]，提供了我们这个物种的这些祖先的生活方式的独特见识。它们测年在 40 万年前，久在任何已知的智人化石残遗之前。它提示，

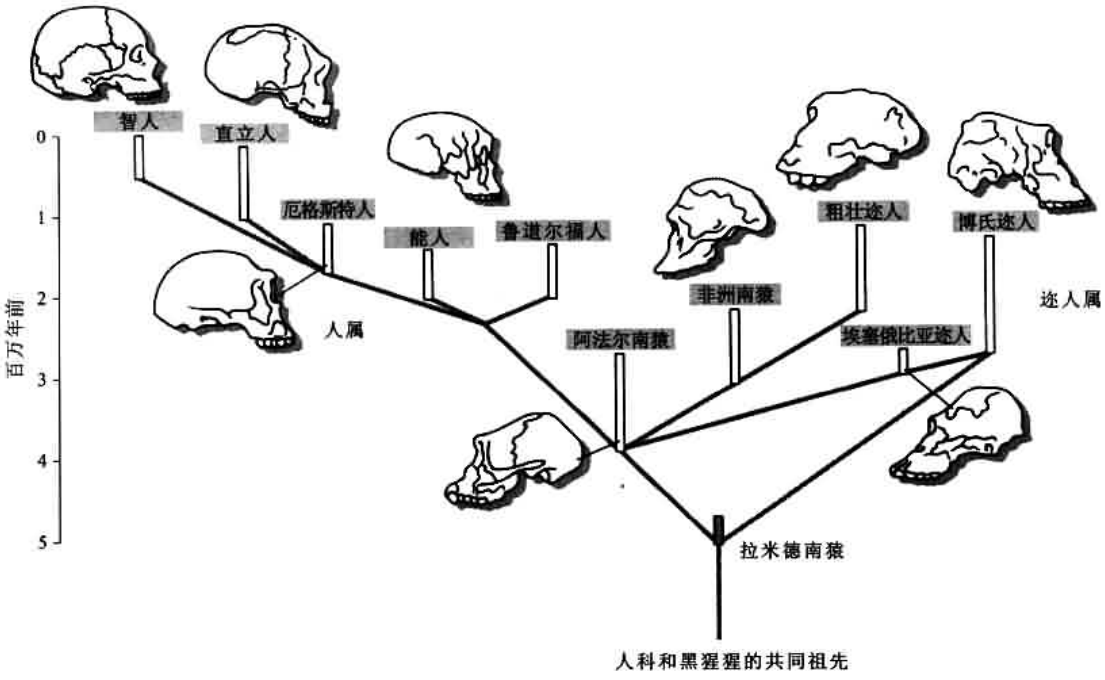


图 11.2　过去 500 万年人科之间的可能相互关系的一种更为详细的图解。在过去 200 万年的多样化是明显的。（根据 Bernard Wood[7] 的图解）

占据了欧洲北部地区的现代人类的祖先是大型狩猎动物的狩猎者。它加重了使用工具狩猎和屠宰动物可以远远追溯到人类祖先的证据分量。

我们自身的物种智人（“聪明人”）是十分晚近来到这个行星的。许多被指定为我们的物种的骨头的古代化石碎片已经被发现，年代在 26 万年和 13 万年前之间[10]。遗憾的是，这些碎片大多数没有很好测年，因此我们的起源要加上清楚的年代是不可能的。或许最好的年代来自埃塞俄比亚的化石，那可以肯定地指定到智人，并且它们属于 16 万年到 15.4 万年前[11]。根据广为分散的化石遗存，这些遗存为我们的物种首先产生在非洲提供了证据的支持。在那个大陆之外，最早的可靠年代来自以色列，年代是 11.5 万年。因此，人类的非洲种群可能大致在那个时间开始扩张，并扩散进入世界的其他部分。

仍然没有圆满解决的一个问题是，我们和那个时候也存在的第二个人科物种尼安德特人（*H. neanderthalensis*）的亲缘怎样。无疑，我们同有一个共同祖先，可是问题是多近？来自西班牙的化石遗存[12]已经描述，可以阐释为一个共同祖先，但是这与主要人科路线的非洲起源证据不是良好符合。来自尼安德特人化石中保存的 DNA 的遗传证据[13]（关于这种技术的更多信息见第 13 章）表明，在多于 50 万年前就与我们自己的物种趋异了，并且可能的是，尼安德特人在不同的人科路线上有它们的起源，或许从起源自直立人（*H. erectus*）的人科其他种类形成，比如海德堡人（*H. heidelbergensis*）或罗德西人（*H. rhodesiensis*）[10]。不论尼安德特人是什么起源，明显的是在末次冰期时两个类型人类共存，但是只有一个出头了，那就是我

们自身的物种。这种取代究竟涉及蓄意消灭尼安德特人，还是它是杂交的结果，仍然未定，但是事实依旧是在大致1万年前全新世开始时只有智人留下了

甚至在末次冰川作用开始之前，人类就扩散出非洲，进入地中海东部地区，并且进而向南进入非洲大陆（图11.3）。到冰川中期，我们的祖先已经到达里海北面的亚洲腹地，并且跨越青藏高原进入东南亚。澳大利亚在大约5万年前有了人类，并且到大约2万年前冰川作用处在高峰时，人类已到达欧洲和东亚的各个尽头。美洲开始有人来自东亚。

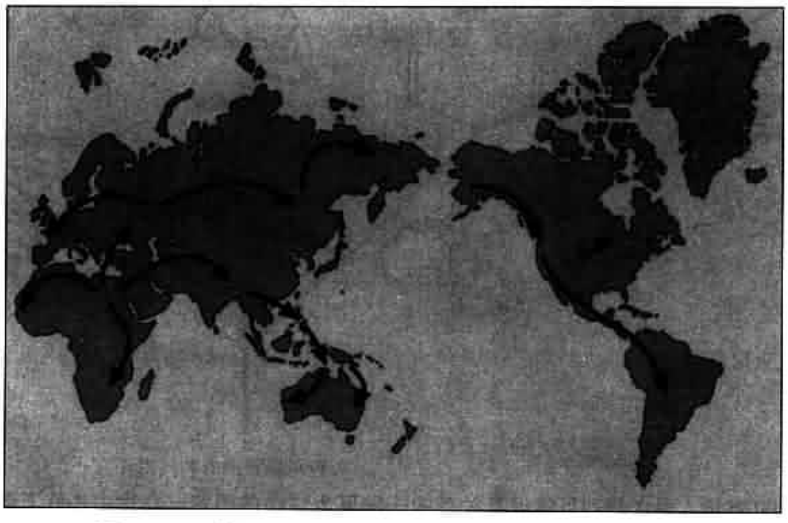


图11.3 过去10万年智人扩散走出非洲时的可能路线图

当末次冰川在高峰时，世界上非常大量的水被封闭在扩大了的冰帽和冰川的冰里（见第10章），这意味着世界的海洋的海平面大大变低，或许低了约100m（325英尺）。现在在海洋之下的许多地区那时作为陆块出露，并且在现在是西伯利亚和阿拉斯加之间的白令海峡的巨大区域形成一座陆桥。这是北美洲被拓殖的最可能的路线。年代大约在2.4万年前冰川最大时代的化石植物材料已发现于育空，并且揭示了这个陆桥上环境的性质。禾草和北美蒿（*Artemisia frigida*）是丰富的[14]，因此冻原草原植被支持了大型食草兽群生长，包括长毛猛犸、马和骏犁。因此东亚的狩猎人类可能跟随这些兽群进入西半球。进入的准确年代依旧是有争论的，但是来自人类语言地理学的间接证据提示，进入必定发生在大约2万年前末次冰川大推进之前。R. A. 罗杰斯（R. A. Rogers）[15]的语言研究揭示了三族不同的土著美洲人语言，并且这些语言是以冰川高峰时北美洲三个无冰的避难所区域为中心的（图11.4）。似乎可能的是，在冰川最大时人类种群被隔离在这三个区域里，而后扩散到其他地区。在纽芬兰一度说已经消失的柏埃守克（Beothuk）语，可能属于隔离在那东部避难所的另一个种群。

一个备选的解释是有三次分别从亚洲进入北美洲，于是有三个语族[16]。使美洲人类居住的所有理论复杂化的是早期人类占据智利南部，远离假定的白令进入点[17]。在贝尔德山（Monte Verde）的这个定居点始于大约1.25万年前，因此从东亚的移居人类之波推进远达南美洲南部是可能的。

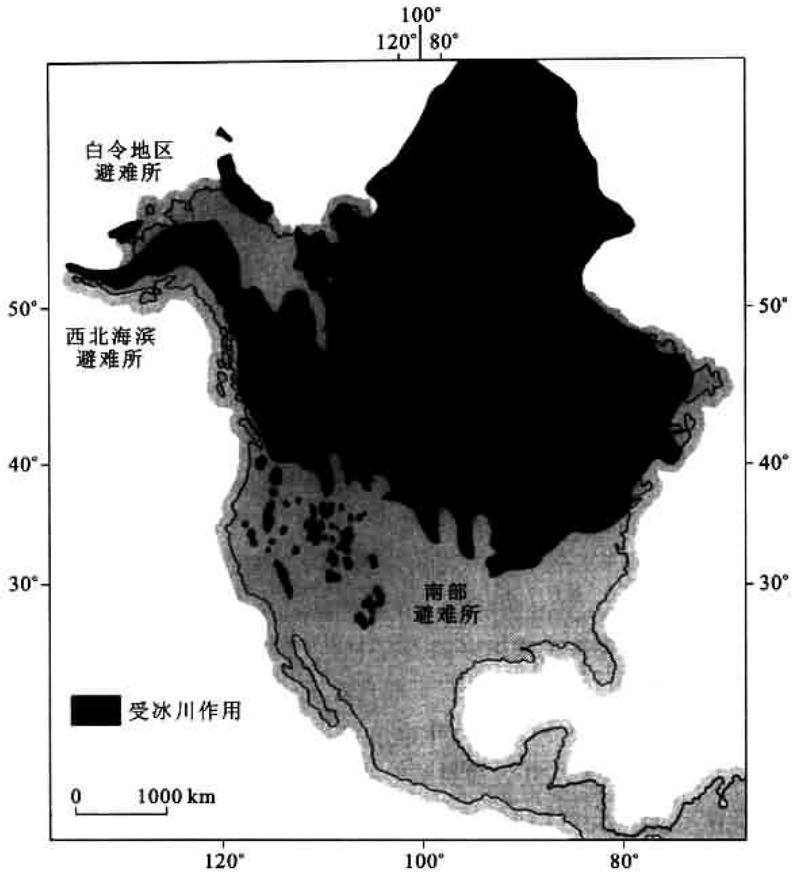


图 11.4 北美洲末次（威斯康星）冰川的最大范围，显示与土著美洲人语族相对应的三个无冰区域。（自 Rogers *et al.*[15]）

根据美洲人古代颅骨研究的信息，也导致有关这个大陆人类居住的新观念产生。年龄大于1万年的化石人类颅骨在南美洲和北美洲都很稀少，但是33个颅骨标本已在中美洲下加利福尼亚发现，这使故事复杂化[18]。这些颅骨的构造类似于南亚人类的颅骨而非东北亚人类的颅骨。这产生了一系列全新问题，有关移居方式、进入美洲次数和在美洲的早期人类定居者之间的隔离程度。末次冰川结束时人类从白令地区进入美洲，可以说明人类进入美洲的大多数情况，但是很可能有其他方式的进入，作为分隔的组群生存，如同在可能被周围地区的干旱隔离了的下加利福尼亚定居人群的情况那样。

现代人类和大型动物区系的绝灭

人类这个物种在末次冰川时的扩散伴同了北美洲和欧洲的动物区系的改变，即许多大型哺乳动物物种——大型动物区系的绝灭。久已认为这些绝灭是气候变化的结果，但是美国的人类学家保罗·马丁（Paul Martin）提出[19]人类可能是罪魁祸首。马丁指出，变得绝灭的大多数

动物是大型食草动物或者不会飞的鸟类，体重超过 50 kg（110 磅）——恰恰是动物区系中人类可能想要狩猎的部分。他也指出相似的绝灭发生在北美洲以外其他更为南方的区域，并且提出这些绝灭的时间不同，时间在每种情况下都与有相对先进的狩猎技术的人类种族的进化或者到来相当。例如在非洲，人类可能在那里进化了，许多大型食草动物的绝灭明显发生在北半球的绝灭之前。然而，难以精确确定这些年代，并且把它们与那个大陆人类文明的任何变化相关甚至更为困难。发生在南半球的绝灭相同。

绝灭的记录研究得最详细的是在北美洲。已提出 35 个属的大型哺乳动物在末次（威斯康星）冰期结束时在北美洲变得绝灭——超过所有以前的冰期发生的两倍，并且这是在气候业已改善之时。这看来肯定地支持在气候之外的某种因素负责的观念，而猜想人类的狩猎活动看来是合理的。但是，美国的人类学家 J. E. 格雷森（J. E. Grayson）[20]证明了北美洲的鸟类（从乌鸫到鹰）的绝灭水平，在相同时间有相似的上升。因为早期人类不可能对这些鸟类的绝灭负责，所以这个观察对更新世绝灭中人类起决定作用的整个假说投下疑云。

另一方面，如此之多的北美洲物种在同一时间（1.15 万至 1.05 万年前）由于狩猎人类的到来变得绝灭、而在欧洲绝灭拖了一个比较长的时期的事实，对保罗·马丁主张人类是罪魁祸首提供一批环境证据的有力支持[21]。争论在继续，并且如此之多不同物种哺乳动物的绝灭，不可能是任何一个单因子造成的，但是在越来越多的研究中绝灭的时间可能与人类种群的到来或者定居的强化相关。在图 11.5 中给出一个例子，表明来自美国许多地点的沙斯达地懒（Shasta ground sloth）粪的年代[22]。绝灭似乎在大约 1.1 万年前的许多产地发生，那时狩猎文化——克罗维斯人（Clovis Man）——在该地区最活跃。最易给出的结论是，人类活动的标志在当前间冰期中最先变得值得注意是非常早了。人类文化的早期影响就生物多样性而言基本上是负面的，那也是清楚的。或许负面的影响甚至比从大型动物区系绝灭显现的还大，因为这些大型食草动物可能起关键种的作用（见第 115 页），有许多别的物种依赖于它们。主要生境的改变伴以大型动物区系的消失，并且许多小型的动物、植物和微生物物种可能完全不被注意地跟着它们进入绝灭。

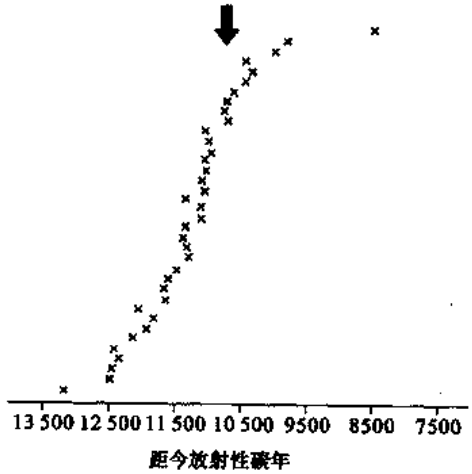


图 11.5 来自美国西南部沙斯达地懒（Shasta ground sloth）最后记录的粪的样品的放射性碳年代。箭头代表克罗维斯（Clovis）狩猎者在这个地区最活跃的时间。粪的最后出现大多落在克罗维斯狩猎者到来后不久。（自 Lewin[22]）

概念专栏 11.2 个体大小问题?

有关末次冰川结束时大型动物区系的绝灭，有一种发人深省的观察，可能证明有助于解释这个事件。化石证据提示，若干带头绝灭的物种在它们最后消失前经历了一个个体大小缩小的时期。例如，在北美洲，正如放射性碳测年确定的那样，大致 1.3 万至 1.2 万年前大约 70% 的大型哺乳动物变得绝灭。这些动物中，马类组成一个重要的类群，并且这些受到了广泛的研究。阿拉斯加大学的戴尔·格恩里（Dale Guthrie）检查了末次冰川结束时阿拉斯加的两个马物种的掌骨[23]，发现骨头大小在 2 万年前到 1.2 万年前之间下降了 14%。他认为，这是由于在那时发生气候变化，导致牧食者的草料可利用性下降。因此，气候变化可能最终造成这些物种的绝灭。澳大利亚的袋鼠在大致这个时候也发现了相似的大小下降。

但是食草的哺乳动物的个体缩小必然是大型动物区系绝灭的气候原因的证明吗？人们可以以另一种方式看待资料。那时的人类种群的确可能集中在大型动物上，而这可能造成了一种有利于小型个体的选择。已知现代的营养波动对猎物动物的种群的全面大小有影响，如同在大角羊的情况那样[24]。因此在晚更新世人类狩猎能够选择大型个体。进一步的考虑是猎物物种间的繁殖速度。总的说来，繁育比较缓慢的动物在这个时间变得绝灭，再次提示它们不可能从人类的经常捕食中恢复[25]。

驯化和农业

正当这些绝灭在世界的各个部分发生，生活在亚洲西南部的人类种群在为提高他们的食物供应实验一种新的技术。在巴勒斯坦和叙利亚的肥沃地区生长着许多一年生的禾草，有可以吃的种子——我们的小麦和大麦的祖先。像许多其他植物，这些物种随着气候改善向北前进，并且它们可能特别善于拓殖森林间的空旷地，那是人群在发展着的森林中为他们的营地和村落而开拓的。无疑这样的村落的居民很快就发现它们的种子的营养价值，并且学习传播和最终栽培它们。

追踪我们的现代谷物物种的世系是困难的，但是图 11.6 代表现代小麦的进化的一个可能方案，根据众多野生和栽培物种的染色体数的研究。原始的野生小麦每个细胞中无疑有总数为 14 条的染色体（7 对）。单粒小麦（*Triticum monococcum*）是第一个广泛用做作物植物的野生小麦。它可能与别的野生物种杂交，但是杂种会不育，因为在配子形成前染色体不能配对。然而，这些杂种之一的不完全的细胞分裂可能解决这个问题，因为染色体数一经加倍（多倍性）染色体配对就可以进行，并且物种会成为能育的。以这种方式形成的能育的多倍体杂种物种包括另一个重要的作物物种圆锥小麦（*T. turgidum*），它有 28 条染色体，但是现时的（面包）小麦（*T. aestivum*）有 42 条染色体，而这可能作为圆锥小麦与另一个野生物种陶氏小麦（*T. tauschii*）杂交的多倍性的结果发生。这个物种来自伊朗，并且它可能是小麦物种被移居的人类种群输入到伊朗的结果，与圆锥小麦杂交能育。于是，早期农业人类不仅开始改变它们

的环境，而且操纵了它们驯养的物种的遗传学。

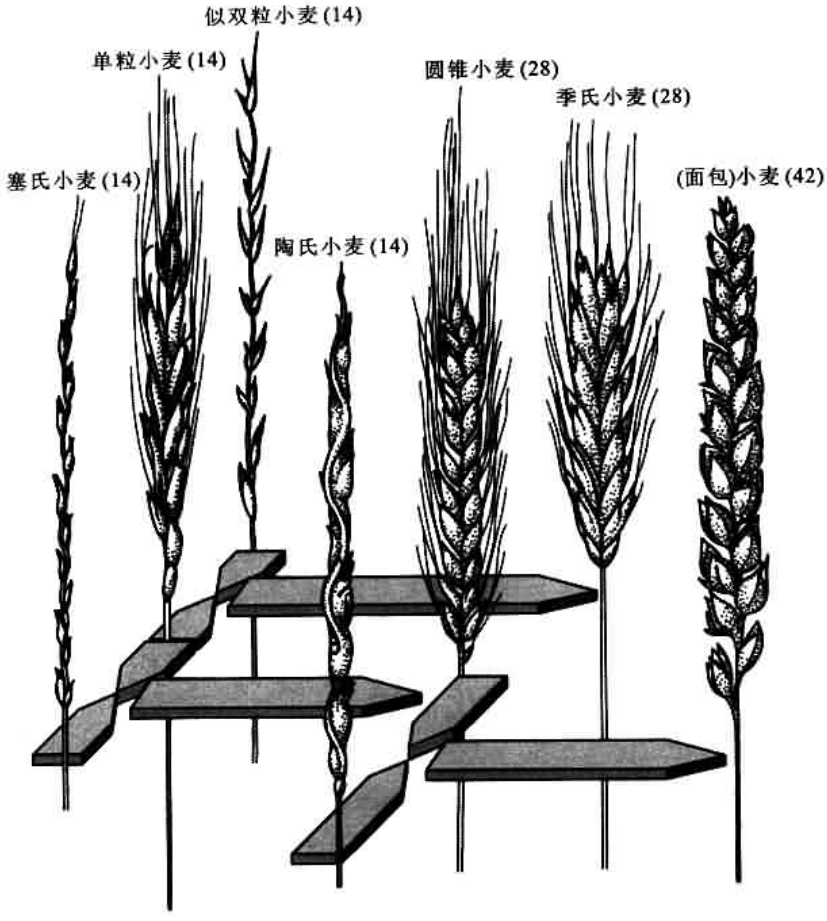


图 11.6 现代（面包）小麦的进化。这个重建是尝试性的，但是代表了野生小麦物种间的可能杂交过程，产生了小麦属（*Triticum*）的早期驯化类型，并且日后驯化小麦与野生物种的杂交和染色体加倍，产生了（面包）小麦。名称后括号内的数字代表染色体数。

比较高级的研究不仅使用染色体数，而且使用小麦种子的 DNA 指纹。来自挪威农业大学的曼弗雷德·霍因（Manfred Heun）和他的同事[26]，分析了 338 个最原始小麦物种单粒小麦的样品，它们仍然生长在近东的野外。他们的目的是确定小麦驯化最先发生的精确地点。他们作了两项重要假设作为他们的工作的基础：第一，该物种的 DNA 组成自驯化发生以来没有根本改变；第二，能够参照 DNA 序列的标记物部分确定相关种群的亲缘接近程度。他们能够将野生单粒小麦种群定位在土耳其东南部喀拉贾达格山脉（Karacadag Mountains）中和接近幼发拉底河的一个地区，为它们是驯化的单粒小麦的祖先提供了遗传证据。在许多植物和动物的驯化和生物地理起源的研究上，分子技术的应用无疑将在解决一些重要的问题和一些久而未决的问题上变得越来越重要。

中东的其他野生植物也被人类种植和栽培（图 11.7），其中有大麦、黑麦、燕麦、亚麻、苜蓿、李和胡萝卜[27]。更往西，在地中海流域还有更多乡土植物被驯化，包括豌豆、小扁豆、蚕豆和甜菜。来自欧洲考古考察的全部积累资料的分析表明了这些作物植物怎样逐渐变得在整个大陆使用比较广泛，并且新的物种怎样在气候因子限制了某些早期类型使用的地区被采用。这些结果的一些如图 11.8 所示。兵豆（*Lens culinare*）、东方兵豆（*L. orientalis*）和黑兵豆（*L. nigricans*）在近东证明了是有用的作物物种，但是气候因子阻止了它们在欧洲北部的广泛使用。然而，大麦（*Hordeum vulgare*）在欧洲栽培比在西南亚早期驯化地点适合得多。

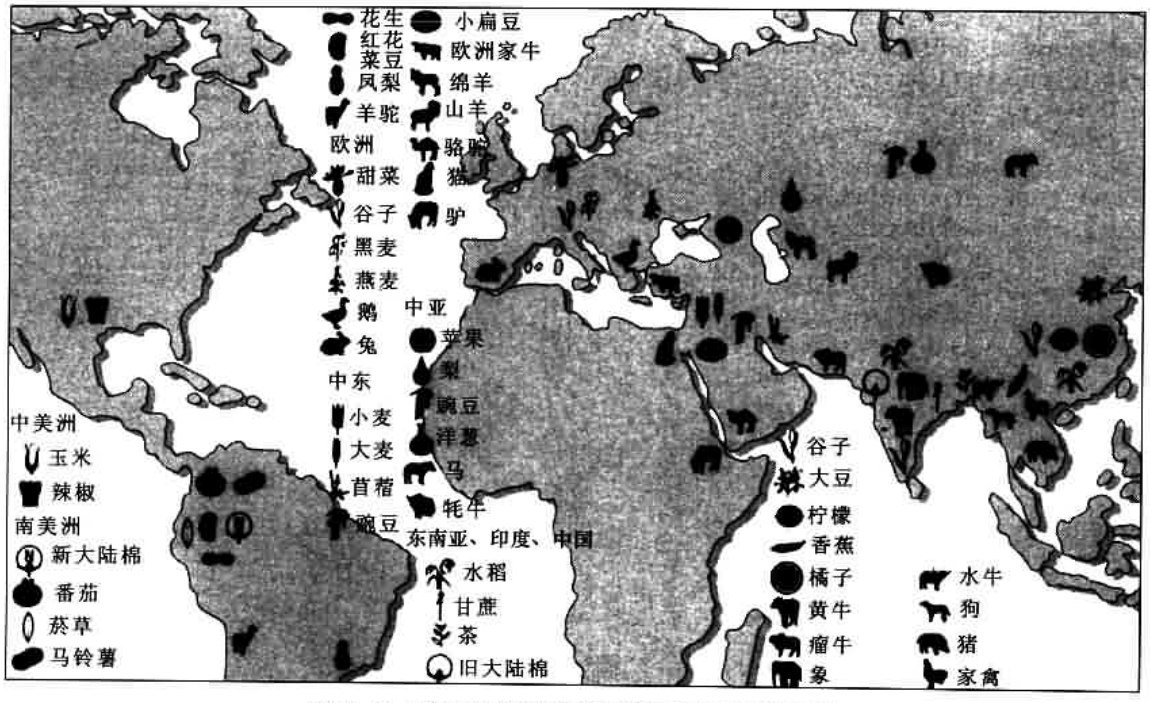


图 11.7　不同的动物和植物可能最先被驯化的区域

从类似于这样的信息来看，追踪全新世时农业观念从中东扩散遍及欧洲大陆是可能的（图 11.9）。这个过程究竟涉及人类的移动还是新技术的扩散，仍有争论。如果农业是稳定食物供应的一个有效手段，并且避免狩猎和采集的某些偶然灾害，那么它可能导致了人口增加和需要迁入新的区域。有的考古学家，比如来自英国剑桥的科林·伦弗鲁（Colin Renfrew），考察了农业传播和若干语系占优势的假设之间的关联。例如，在欧洲和亚洲，它的 144 种语言属于所谓印欧语系，而这种优势的原因可能是在早全新世随农业传播[28]。早期农业专家们的语言由于从驯化的发源地传播出来，它们很可能成了高压力量的语言。

植物驯化的观念似乎是在地球的许多不同部分（图 11.10）和不同时间独立进化的。在每个区域，都开发了适当的地方性物种：在中国* 是谷子、大豆、小萝卜、茶、桃、杏、橘子和柠檬；中亚有菠菜、洋葱、大蒜、扁桃、梨和苹果；印度和东南亚有水稻、甘蔗、棉花和香蕉。

---

* 原文 southwest Asia（西南亚）有误，也与图 11. 7 所示自相矛盾，应当是中国——译注。

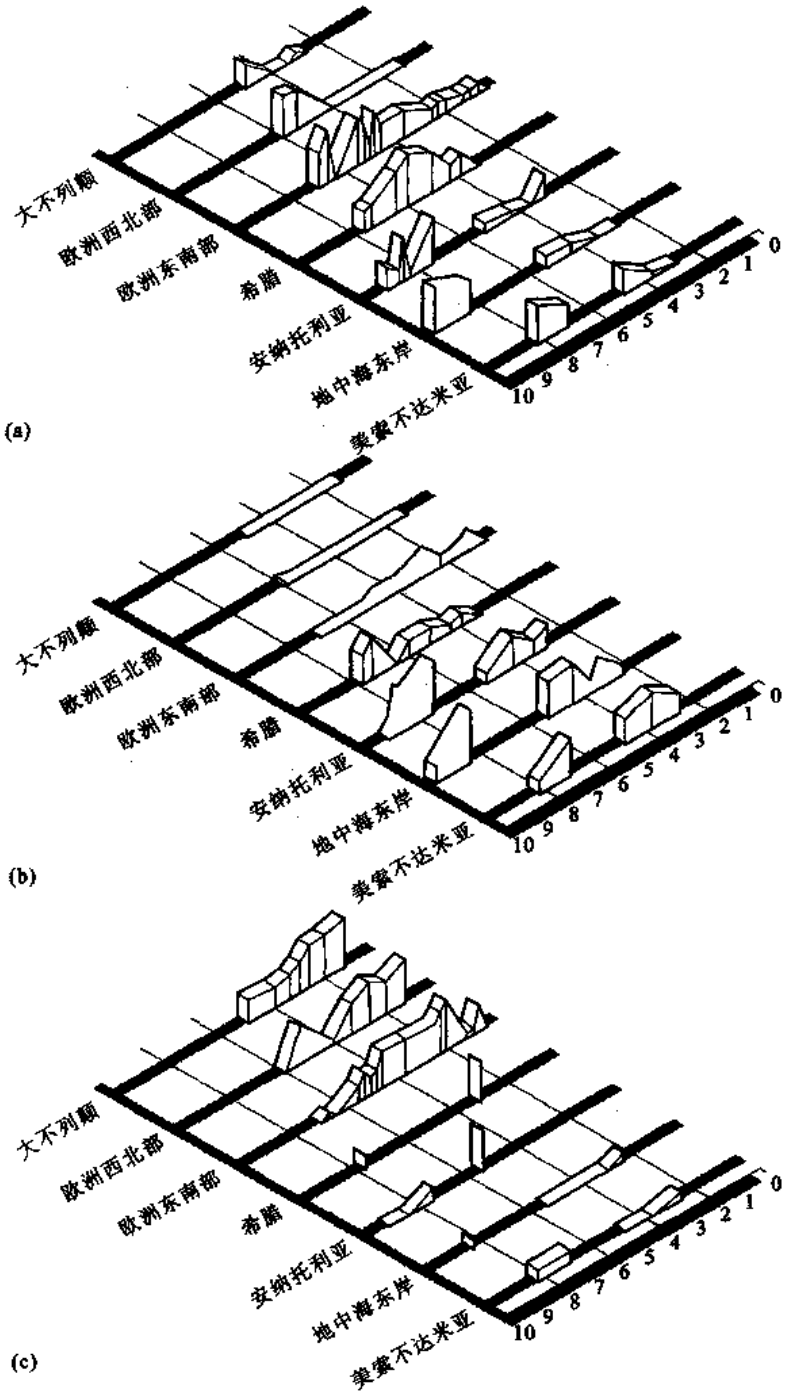


图 11.8 作物物种从近东扩散遍及欧洲的图解。纵轴表示存在该物种的境位的百分比，横轴是放射性碳距今千年。空白表示数据缺失。所示物种为：(a) 单粒小麦；(b) 小扁豆（兵豆、东方兵豆和黑兵豆）；(c) 六棱无壳大麦。(自 Hubbard[27])

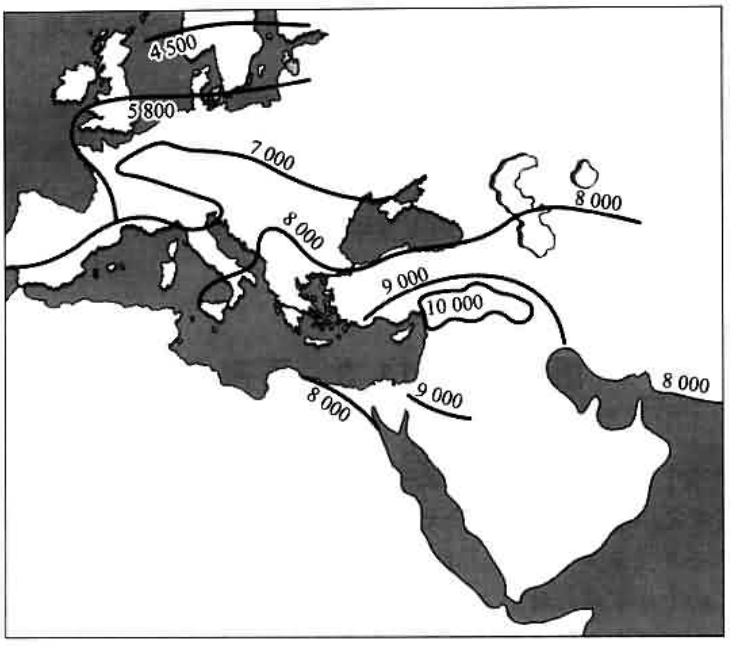


图 11.9　欧洲地图，表明农业从“肥沃新月地带”的区域传播出来。时间是距今年限，这里的格局是大大简化了的，并且有关农业在比如巴尔干那样的地区里传播的精确时间和方向，存在问题[29]。

玉米、新大陆棉、西沙尔麻和辣椒原来发现生长在墨西哥和中美洲其余部分，而番茄、马铃薯、普通菸草、花生和凤梨首先在南美洲种植。

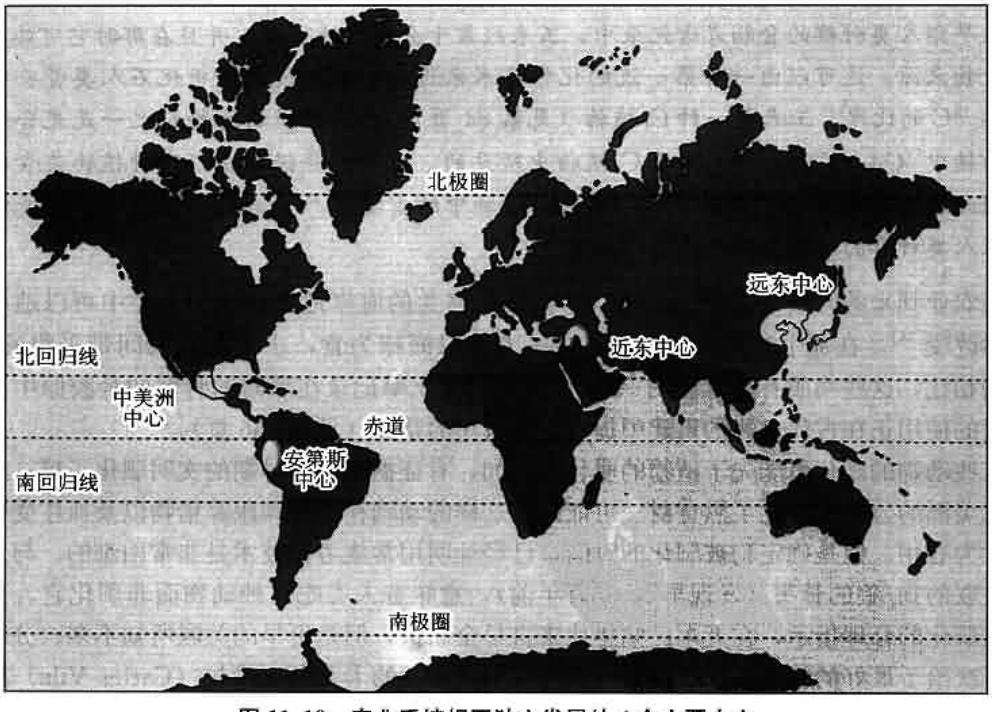


图 11.10．农业系统相互独立发展的 4 个主要中心

在某些情况下，世界的不同部分可能有相同或相似的物种被独立栽培。例如，圆锥小麦很可能是十分独立地在中东和在埃塞俄比亚起源。

西半球的农业被认为以3种主要作物在中美洲栽培开始，玉米（*Zea mays*）、菜豆（*Phaseolus vulgaris*）和笋瓜（*Curcurbita pepo*）。有的论证围绕这种独立农业发展的时间，尤其是与世界其他部分的农业起源的关系。来自墨西哥瓦哈卡（Oaxaca）的洞穴的笋瓜种子的放射性碳年代，把它们的栽培放在大约1万年前，因此西半球农业的早期起源现在是良好确立了的[30]。

概念专栏 11.3 玉米之谜

植物驯化的研究中最令人迷惑的问题之一是玉米的起源。不像大多数欧洲起源的谷物，没有一个野生物种能够肯定地看做它的祖先。大多数深入这个课题的研究人员现在同意，玉米最可能的祖先是墨西哥的一年生禾草假蜀黍。其实，玉米和假蜀黍两者都是玉蜀黍（*Zea mays*）的亚种，但是它们的结构十分不同，特别在最重要的花和果实构造的进化上仍然存在争论。真正的问题是假蜀黍和玉米之间没有中间类型，并且也没有任何野生的假蜀黍谷粒被收集和用做食物的考古学记录。玉米没有任何中间类型而突然出现的一个解释已由植物学家休·伊尔蒂斯（Hugh Iltis）提出[31]，他主张假蜀黍曾发生了一次异常，可能由某个环境因子引发，其时雄花序在侧枝上成为雌的，于是在进化上产生一种量级飞跃。现在知道玉蜀黍属有4个野生物种，全都见于墨西哥，而它们的遗传组成和自然保护必须高度优先研究[32]。

在早期人类种群的食物考古记录中，玉米经常十分突然地出现，并且在那时它可能成为了主要食物来源。这可以由一种第一流的化学技术来追踪，这种技术分析化石人类骨头结构中的^{13}C：^{12}C的比率。玉米是一种C_4植物（见第84页），而这些植物的特征之一是光合作用所产生的糖中^{13}C：^{12}C的比率不同于C_3植物中所见的。这个差异保留在以这种植物为食的动物中，因此我们可以追踪C_4植物在一种动物的食物中的重要性[33]。在这个情况下，它能够用来追踪在人类种群的历史上采用的玉米栽培。

在农业到来的时候（大约5 500年前），在英格兰的海岸地区生活的人类中可以追寻食物的突然改变[34]。在那个时候，这些海岸居民大体以海味为食，主要是从潮间带采集的贝类。与谷物相比，这些物质有高含量的^{13}C，并且同位素比率记录在那时的骨骼的骨胶原中。稳定同位素的使用正在古代食物的重建中提供极其有用的帮助（见第336页）。

有些动物的驯化可能先于植物的驯化。例如，有证据表明，早期的文明驯化了狼，或者在某些北美洲的公社中驯化了黑背豺。可能的是这样的动物在追赶和跟踪猎物以及抓住受伤的猎物上大为有用，但是确定狗被驯化的时间，已经证明用常规考古技术是非常困难的。与人类村落相关联的狗/狼的骨头（发现早到40万年前），意味着人类吃这种动物而非驯化它。合并埋葬提供驯化的合理指示，在近东已知年代来自早全新世，但是更早的关联所知不多。分子研究可以再次给予最好的线索。来自洛杉矶加利福尼亚大学的卡莱斯·维拉（Carles Vila）和他的同事[35]，分析了来自162只狼和140只狗的线粒体DNA样品，代表67个不同的品种。他们

支持狗进化自狼的观点，但是两个类群的差异提示进化分离（设想与狗驯化和与狼隔离相关联）发生在大约 10 万年前。这就将狗驯化至少放回到了末次间冰期。

然而，许多与人类相关联起来的其他动物诸如绵羊和山羊，在新石器时代早期、最初栽培植物后不久就驯养了。这些开始是为了它们的肉和皮，但是一旦驯顺得能够挤奶的话，也会是奶的一个来源。最早驯养羊的遗迹来自大约公元前 6000 年的巴勒斯坦，它可能起源自三种欧洲和亚洲羊之一，或者可能由这些物种之间的杂交造成。在苏格兰外赫布里底斯生存的索伊羊（Soay sheep）几乎肯定起源于摩弗伦羊，或者是欧洲的欧洲盘羊（*Ovis musimon*）或者是亚洲的东方盘羊（*O. orientalis*）。这些动物的驯化可能起因于作为狩猎活动的结果而收养无父母的幼小动物。在以色列，在 10 000 和 8 000 年前之间的食物有一个明显的变化，瞪羚和鹿被山羊和绵羊代替。几乎肯定这是驯化的结果[36]。

欧洲野牛（*Bos primigenius*）是在冰川后期向北扩展遍及欧洲的落叶混交林的经常居民。在保存了这些森林残余的许多境位比如埋藏的泥炭和没入水中的区域，发现了这种动物的骨头。欧洲野牛现在是绝灭了，但是曾长久假定欧洲的家牛是这种野生的牛科动物驯化的结果。然而，现代家牛的 DNA 分析出现十分不同的结论[37]。欧洲的家养牛（后来被引进到北美洲）的 DNA 与来自化石欧洲野牛的 DNA 非常不同，却与中东的中东野牛（*B. taurus*）亲缘比较密切。另外，非洲和印度的牛似乎从不同的世系起源，这提示在若干不同地点发生了牛的驯化，并且是以不同的牛科物种为基础的。

人类寄生虫疾病的生物地理学

当我们的物种最初进化时，像任何其他物种一样，蒙受了许多疾病，有些是由病毒和细菌引起，其他的由寄生生物引起。这些寄生生物的一些可能感染了早期人类的祖先，比如能人和直立人。因此我们的早期非洲祖先可能已经容易受比如蛔（虫）属（*Ascaris*）、板口（线虫）属（*Necator*）和痢疾肠变形虫（*Entamoeba histolytica*）的广泛感染。所有这些都有一个感染期，它与被感染个体的粪便一起排出，并且等待在土壤或水里，直到被下一个个体摄入。但是，作为非洲平原上的狩猎者/采集者，我们的祖先受这样的疾病之害大概比今天生活在那里的人们轻。他们从温暖的宿营地不断移动的习惯保证他们不会长久待在他们自己的粪便附近，它可以起含有寄生虫卵和幼虫的感染因子的作用。还有，每个小的独立的群的成员们是彼此近缘的，并且因此全有对任何病毒或细菌感染的相似免疫总量。另外，任何这样的感染可能迅速在一个特殊人群中导致比较易受伤害的个体的死亡，但是任何存活者将是对未来的感染比较有耐性的个体。结果，我们的祖先将不受人群之间的流行病传播之害。

大多数寄生虫的生活史不仅包括最后的“宿主”（比如人类），而且包括一个中间宿主“昆虫媒介者”，在它的体内寄生虫增殖，并且转化成一个能够感染新的终末宿主的阶段。飞翔的吸血昆虫特别适合于中间寄主的角色，并且它们可能迅速利用人科的这个新物种皮肤薄和体毛覆盖减少，即使它还只是以低密度的种群存在。现在这些疾病中最著名的是疟疾，它是由按蚊属（*Anopheles*）蚊传播和由生活在人类血流中的原生动物疟原虫属（*Plasmodium*）引起的。伊蚊属（*Aedes*）蚊类似地传播引起黄热病的病毒，并且和其他属的蚊一道传播感染期的丝虫

(*Brugia* 属和 *Wuchereria* 吴策属)，它们引起象皮病。但是，在这样的由昆虫传播疾病上，蚊不是惟一的罪魁祸首。白蛉属（*Phlebotomus*）携带称为利什曼病的非洲疾病的感染期（原虫），而斑虻属（*Chrysops*）携带引起河盲症的感染期的 *Onchocerca* 属线虫，舌蝇属（*Glossina*）携带引起昏睡病的感染性的原生动物锥虫属（*Trypanosoma*）。最后，称为血吸虫病的疾病的媒介是螺，生活在溪、河和湖中，感染期血吸虫当人下水时钻入人体。

当然，任何需要中间宿主的寄生虫疾病的生物地理学，都受最终宿主和中间宿主两者的环境要求的限制。热带和亚热带一年到头的温暖提供它们全部的适宜环境，而因此不足为奇的是，随着我们的祖先从非洲向北扩散，它们是由几乎所有的上述疾病伴同的。只有昏睡病没有成功传播到亚洲，大概因为采采蝇局限在非洲和阿拉伯半岛，其余都在南亚流行，包括印度次大陆，而黄热病也在欧洲南部发现，并且疟疾向北远在北欧出现。(也可能是所有这些疾病业已在大陆存在，更早当智人的祖先直立人扩散到该大陆时已带到那里。)

人类向北进入欧亚的历程也把人类带进食物不像热带丰富的陆地。这可能是他们的生活发生巨大变化的根本原因，从狩猎者/采集者变成定居人类，住进比较永久的家，由他们驯化了的动物和植物围绕。但是他们与这些动物的新的亲密度也带来比较多的疾病。绦虫属（*Taenia*）在家畜中找到它的中间宿主，而人类疾病天花、结核和麻疹也全与家畜的相似疾病密切有关。类似地，毛线虫属（*Trichinella*）包在肌肉细胞的包囊内，当人吃了烹煮不充分的猪肉时感染人（这可能是为什么在中东认为猪不适合人类消费）。同时，在中东的肥沃新月地带早期农夫们修建的灌溉系统，由于在靠近他们的村庄永久地安排渠道，使得他们比较可能感染由蚊传播的疾病（蚊的幼虫生活在水里）。同时，他们的家和仓库为大家鼠提供住所和食物，他们从大家鼠感染来斑疹伤寒。最后，比较高的种群密度伴同所有这些变化，使得这些人类比较易受疾病流行的伤害。因此驯化的发展肯定有坏处，也有好处。

但是，当人类扩散通过亚洲北部比较寒冷的陆地和穿过白令海峡进入西半球时，他们把近乎所有这些寄生虫疾病留在了他们身后，因为中间宿主在美洲人的拓殖所穿过的比较寒冷的陆地上不能生存。或许在东半球和西半球都天然见到的仅有寄生虫是钩虫属（*Ankylostoma*）。但是在南美洲，独立于东半球的利什曼病进化的西半球翻版是由不同物种的寄生虫引起和由不同的蝇携带的。南美洲也是南美锥虫病的故乡，由锥虫属的一个物种引起，它与在非洲引起昏睡病的物种有亲缘。从来自公元前 2000 年的木乃伊中知道它。(有趣的是发现它在南美洲的负鼠中流行，但是这几乎不受感染的影响，或许因为该大陆的这种古代居民不像人类，它有许多百万年来适应于感染关系并且减轻它的作用。)

前哥伦布时代疾病在北美洲人类中流行减轻的另一个因子是，他们以早期人类在欧亚大陆的相同驯化方式在那个大陆上驯化大型哺乳动物并不成功。美国生物学家贾雷德·戴蒙德(Jared Diamond) 讨论了有关的原因[38]，他审视为什么西方版文明逐渐征服或统治世界的其余部分。生物地理学在世界范围里是重要的。欧亚大陆是世界最大的陆块，从西方宽广地延伸到东方，并且因此有众多的温带、亚热带和热带环境。结果在那里进化的大型哺乳动物比任何其他大陆都数量大，它们可以是驯化的候选者。还有欧亚的那些许多碰巧能够被驯化（例如，牛、绵羊、山羊、猪和马），而这对北美洲的任何一种大型哺乳动物就不成立，并且南美洲只有一种羊驼。(即使今天，北美洲和非洲的其他大型哺乳动物无一被驯化，并且无一存在于澳大利亚。) 但是西半球没有驯化的动物，也意味着那里的人类没有面临在东半球伴同驯化产生

的疾病。

但是对西半球人类的这种长处，也伴随着相应的短处，因为当面对扩张的东半球的人类时，这些人类没有免疫防卫。因此欧亚人从他们的驯化动物得到的疾病（天花、麻疹、流行性感冒和斑疹伤寒）蹂躏了西半球的前哥伦布时代的土著美洲人，杀死了95%的北美洲人和50%的墨西哥的阿兹特克人和秘鲁的印加人。特别是天花，相似地蹂躏了南部非洲、澳大利亚和太平洋群岛上的人。

另一方面，因为欧洲人殖民世界的其他部分，他们来自比较高的纬度，那里热带疾病稀少或者没有，这些疾病在许多世纪起了欧洲人大规模征服热带非洲的阻限作用；如我们现在叫做象牙海岸的地方曾一度以“白人的坟墓”闻名。因此，在控制杀戮人类的疾病的种类和发生上，地理、气候和哺乳动物驯化全都起了重要作用。

无可避免地，这些疾病有的已经受了日益增长的人类和人类活动的影响。例如，人类活动诸如开矿、森林采伐和道路修筑，已经导致一种疟原虫 *Plasmodium falcipaum*（更为致命的物种，它引起大脑性疟疾）取代它的亲属 *P. vivax*，后者引起比较不严重的疟疾。这也得到 *P. falciparum* 的抗药品系的进化以及修建水坝和大规模灌溉工程的帮助，工程增加了蚊可以繁殖的水面积，也把水安排得靠近人类居住的区域。20世纪50年代后东非高原和马达加斯加的控制措施的瓦解也导致疟疾在这些地区增加，而在马达加斯加12月—1月蚊最多的时期受到温度升高的帮助。

所有这些人类活动也增加利什曼原虫属（*Leishmania*）和克氏锥虫（*Trypanosoma cruzi*）可以利用的人类种群的大小和分布。南部非洲许多部分日益干旱引起采采蝇和蚋属（*Simulium*）移动进入新的区域，导致昏睡病和河盲症增加。另一方面，非洲一些地方森林的消失导致这些昆虫媒介的消失和这些疾病减少[39]。

早期人类文明的环境影响

随着冰后最适气候的过去，温带地区的条件逐渐变得比较寒冷和潮湿，农业概念不断传播进入比较高的纬度，并且随着农业产生改变环境的刺激，使得环境比较适合于提高驯化动物和植物的生产力。温带森林是不适合驯化植物生长的，它们大多数起源于更为南方的区域，有比较高的阳光需求。相似地，驯化的动物诸如绵羊和山羊，它们处在疏林生境不是最有效的，它们喜爱开阔的草地环境。另外，牛和猪能够在森林中成群，但是甚至它们也能够在更为开阔的生境中得到更为有效的管理。甚至在前农业时代，欧洲北部的中石器人类就发现了采伐和焚烧森林维持林间空地，为马鹿（*Cervus elephas*）提供了比较高的生产力。像北美洲的一些土著美洲人部落变得密切依赖美洲野牛一样，中石器时代的欧洲人往往依靠马鹿（在北美洲称为麋）。

在欧洲北部森林开垦因农业到来而加强，从花粉图解看是非常显著的（图10.20），开阔生境的物种（诸如禾草、车前和石南属植物）的花粉上升，而乔木花粉的比例下降。作为这种活动的后果，森林开垦的详细格局和石楠林地、草地、沼泽地和烂泥潭的发展依区域而异，取决于局部条件和人类的定居格局。到迄今2000年前，在欧洲中部和西部的大部分影响是严重的，虽然更远的北方的森林在那时受人类的影响还不大。从花粉记录判断，森林的滥伐最严重

的一些发生在欧洲西北部，包括不列颠群岛。也许正是这个地区森林是最少可能从人类的影响下恢复的，而维持沉重的放牧保持了该区域相对开阔。

在北美洲，前欧洲人时代的温带农业大体局限于种植玉米和其他长得快的物种包括马齿苋（*Portulaca oleracea*）。这涉及小面积的森林开垦，而这种开垦的作用可以在花粉图解中检测到[40]。虽然这些开垦似乎恢复了，并且欧洲型大规模森林砍伐的证据存在不多，但是在北美洲森林的组成上存在变化，那或许的确是农业人类的活动引起的。若干物种诸如糖槭和山毛榉消失，耐火的松和栃的多度增加，以及桦的频率普遍增大，往往与森林的焚烧和砍伐相关联。美国东部和加拿大的广泛开垦通常迟于18和19世纪欧洲定居者到来。它在花粉图解上往往以豚草属（*Ambrosia*）的显著上升为标志。

环境变化在上两三个世纪中加速了，并且地球的面貌在空前地快速改变着。图11.11表明过去400年美国的原始森林的毁灭速率。我们的温带森林在最近几个世纪经历的毁灭，热带森林还在重复着。我们将在第15章审查环境继续变化的可能后果。

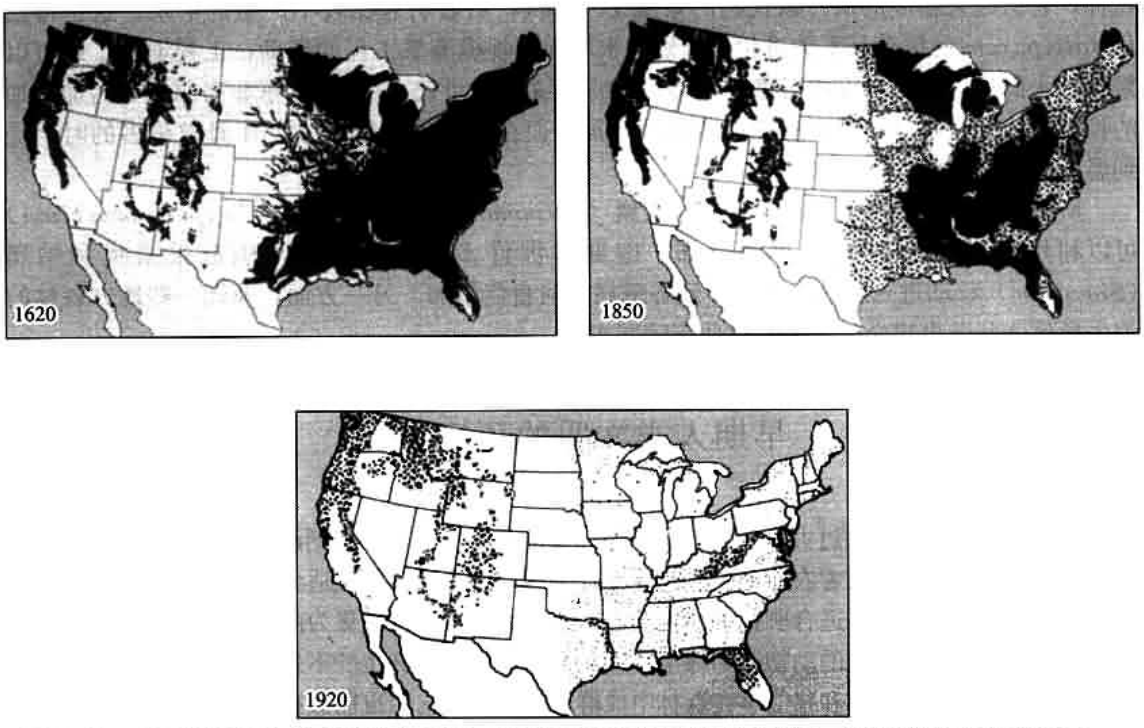


图11.11 现在是美利坚合众国的地方在1620、1850和1920年的原始森林的范围，表明美洲原生林逐渐消灭。

摘 要

1. 大约700万年前人类进化路线与巨猿分离，并且导致许多人科类型的发展。
2. 非洲是人属（*Homo*）和我们自身的物种智人（*Homo sapiens*）产生的可能场所。
3. 在人科的许多类型中，只有智人活着进入目前的间冰期。在末次冰期结束时许多大型

脊椎动物的绝灭在以前的气候循环中不曾发生，并且环境证据提示人类牵涉它们的灭亡。

4. 动物和植物的驯化为人类的食物生产、因而也为种群扩张提供了新的机会。它发生在全球的许多地方。

5. 许多寄生虫与人类一道进化，并且以这种灵长类为它们的寄主。由于其他寄生虫和疾病能够在家养动物和人类之间转移，它们得益于驯化。

扩充读物

Delcourt HR, Delcourt PA. *Quaternary Ecology: A Paleoecological Perspective*. London: Chapman & Hall, 1991.

Mannion AM. *Agriculture and Environmental Change*. Chichester, UK: Wiley, 1995.

McIntosh RJ, Tainter JA, McItosh SK. *The Way the Wind Blows: Climate, History, and Human Action*. New York: Columbia University Press, 2000.

Pielou EC. *After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America*. Chicago: University of Chicago Press, 1991.

Roberts N. *The Holocene: An Environmental History*, 2nd edn. Oxford: Blackwell Publishers, 1998.

Russell EWB. *People and Land through Time: Linking Ecology and History*. New Haven, CN: Yale University Press, 1997.

Whitney GW. *From Coastal Wilderness to Fruited Plain*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994.

参考文献

1 Carroll SB. Genetics and the making of *Homo sapiens*. *Nature* 2003; 422: 849-57.

2 Brunet M, Guy F, Pilbeam D. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 2002; 418: 145-55.

3 Hay RL, Leakey MD. The fossil footprints of Laetoli. *Sci Am* 1982; 246 (2): 38-45.

4 Kerr RA. Tracing the identity of the first toolmakers. *Science* 1997; 276: 32-3.

5 Sponheimer M, Lee-Thorp JA. Isotopic evidence for the diet of an early hominid, *Australopithecus africanus*. *Science* 1999; 283: 368-70.

6 Semaw S, Renne P, Harris JWK, Feibel CS, Bernor RL, Fesseha N, Mowbray K. 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature* 1997; 385: 333-6.

7 Wood B. The oldest hominid yet. *Nature* 1994; 371: 280-1.

8 Swisher CC, Rink WJ, Anton SC, Schwarcz HP, Curtis GH, Suprijo A, Widiasmoro. Latest *Homo erectus* of Java: potential contemporaneity with *Homo sapiens* in southeast

Asia. *Science* 1996; 274: 1870-4.
9 Thieme H. Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. *Nature* 1997; 385: 807-10.
10 Stringer C. Out of Ethiopia. *Nature* 2003; 423: 692-5.
11 White TD, Asfaw B, DeGusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G, Howell FC. Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 2003; 423: 742-7.
12 Bermudez de Castro JM, Arsuaga JLO, Carbonell E, Rosas A, Martinez I, Mosquera M. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neanderthals and modern humans. *Science* 1997; 276: 1392-5.
13 Ward R, Stringer C. A molecular handle on the Neanderthals. *Nature* 1997; 388: 225-6.
14 Zazula GD, Froese DG, Schweger CE, Mathewes RW, Beaudoin AB, Telka AM, Harington CR, Westgate JA. Ice-age steppe vegetation in east Beringia. *Nature* 2003; 423: 603.
15 Rogers RA, Rogers LA, Hoffmann RS, Martin LD. Native American biological diversity and the biogeographic influence of Ice Age refugia, *J Biogeogr* 1991; 18: 623-30.
16 Gibbons A. The peopling of the Americas. *Science* 1996; 274: 31-2.
17 Meltzer D. Monte Verde and the Pleistocene peopling of the Americas. *Science* 1997; 276: 754-5.
18 Gonzalez-Jose R, Gonzales-Martin A, Hernandez M, Pucciarelli HM, Sardi M, Rosales A, Van der Molen S. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 2003; 425: 62-5.
19 Martin PS, Wright HE Jr. *Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause*. New Haven, CT: Yale University Press, 1967.
20 Grayson JE. Pleistocene avifaunas and the overkill hypothesis. *Science* 1977; 195: 691-3.
21 Stuart AJ. Mammalian extinctions in the Late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. *Biol Rev* 1991; 66: 453-562.
22 Lewin R. What killed the giant mammals? *Science* 1983; 221: 1036-7.
23 Guthrie RD. Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature* 2003; 426: 169-71.
24 Coltman DW, O'Donoghue P, Jorgenson JT, Hogg JT, Strobeck C, Festa-Bianchet M. Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature* 2003; 426: 655-7.
25 Cardillo M, Lister A. Death in the slow lane. *Nature* 2002; 419: 440-1.
26 Heun M, Schafer-Pregl R, Klawan D, Castgna R, Accerbi M, Borghi B, Salamini F. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* 1997; 278: 1312-14.
27 Hubbard RNLB. Development of agriculture in Europe and the Near East: evidence from quantitative studies. *Econ Bot* 1980; 34: 51-67.
28 Diamond J. The language steamrollers. *Nature* 1997; 389: 544-6.
29 Willis KJ, Bennett KD. The Neolithic transition—fact or fiction? Palaeoecological

evidence from the Balkans. *Holocene* 1994; 4: 326-30.

30 Smith B. The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10 000 years ago. *Science* 1997; 276: 932-4.

31 Iltis HH. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. *Science* 1983; 220: 886-94.

32 Guzman R, Iltis HH. Biosphere reserve established in Mexico to protect rare maize relative. *Diversity* 1991; 7: 82-4.

33 Van Der Merwe NJ. Carbon isotopes, photosynthesis and archaeology. *Am Scientist* 1982; 70: 596-606.

34 Richards MP, Schulting RJ, Hedges REM. Sharp shift in diet at onset of Neolithic. *Nature* 2003; 425: 366.

35 Vila C, Savlainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Lundeberg J, Wayne RK. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 1997; 276: 1687-9.

36 Davis S. The taming of the few. *New Scientist* 1982; 95: 697-700.

37 Troy CS, MacHugh DE, Bailey JF, Magee DA, Loftus RT, Cunningham P, Chamberlain AT, Sykes BC, Bradley DG. Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature* 2001; 410: 1088-91.

38 Diamond J. *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. New York: Norton, 1997.

39 Molyneux DH. Common themes in changing vectorborne disease scenarios. *Trans R Soc Trop Med Hygiene* 2003; 97: 129-32.

40 McAndrews JH. Human disturbance of North American forests and grasslands: the fossil record. In: Huntley B, Webb Ⅲ T, eds. *Vegetation History*. Dordrecht: Kluwer, 1988: 673-97.

已审阅
子居 11-02-25, 17:24

第 12 章 在水中划线

生物为陆地披衣；它只为海洋染色。

(Life clothes the lands; it merely stains the sea.)

大陆的生物地理学和海洋的生物地理学是相似的：两者都涉及地球表面广大区域的生物区系的分析。然而，因为它们的环境是十分地不同的，所以海洋生物区系的研究更加困难得多。结果，我们对海洋生物的组成、构造和生态学远比对陆地生物知道得少。因此，在海洋研究的许多领域，我们仍然处于在比较基础的水平构建和评价假说的阶段。鉴于我们保护世界的现今生物多样性的愿望和需要，这个事实不仅仅只有学术和技术的重要性价值。为此，我们必须首先了解生态系统和它们所包含的生物这两者的基本分布格局。只有那时，我们才能鉴别那些受威胁的生态系统和生物是因为它们的稀有性，还是因为它们对于生态变化（无论是自然的还是人类活动的结果）的脆弱性。

陆地生物地理区其实是不同的大陆。在每个区内，陆地的地形和气候的季节循环交互作用也产生颇为多样的物理环境。这些区之间时常被海洋、山脉或者沙漠等使得生物难以相互散布的阻限彼此分隔，因此，区的地理界线容易界定。它们的栖居者生活在空气中，而空气密度非常低。结果，陆生生物要持久地由空气运送是不可能的，并且空气对它们的长距离散布并不提供许多帮助。另一方面，它任由植物在结构上变得复杂。因此，在大陆的大多数部分（除了冻原、草原和沙漠外），植物支配环境，除了物理环境的多样外，植物添加它们自己的活的结构（草地、疏林、森林等），动物存在其中。这些生境在比较详细的精确水平上为生物地理学分析提供了框架，而我们的考察得到我们也是陆生的事实的帮助。

海洋的水世界是十分不同的，主要的海洋是相互连通的，因此，它们的地理界限是比不上大陆的界限清楚的。结果，它们的生物区系不能表现出像在陆地那样分明的差异。海洋也远比大陆大，因为它们占地球表面的 71%，并且因为它们的深度，它们占地球可栖居体积的 97%。海洋自身是不停运动的，因为在每个洋盆里面的水在缓慢旋转。这些运动着的水将海洋生物从一处带到另一处，并且也帮助它们的幼体或幼虫散布。而且，海底不同区域的、或大洋水团的不同环境之间（和因此不同动物区系之间）的梯度是逐渐的，并且往往扩展及不同生态耐性的众多种类生物栖居的广阔区域上。在大洋之间没有固定的界线。

然而，因为水的密度和能量，没有任何大型的复杂植物提供陆地生物群落的等价物。海里的光合作用由叫做浮游植物的细微的单细胞生物进行。在海洋里生活的植物密度因此远不如在陆地上的植物，而且每个单位面积的初级生产力只有热带雨林的十五分之一，所以系统所固定的太阳能量少得多。

不过，有一个方面海洋比陆地复杂：它们有一个重要的额外的维次，深度维次。光照、温度、密度、压力以及养分和氧气的浓度等物理条件，在海里随深度变化比它们在陆地上随高度变化迅速得多，而这导致相应的生物区系的变化。事实上，与陆地上的状况十分不一样，海洋

中最重要的环境梯度发生在垂直维次而不是水平维次上，而且更为突然得多。结果，这些垂直分布格局也与水平格局相互作用。

因为我们自身是陆生和呼吸空气的，我们难以研究和普查统计海里的生物，即使在近岸或者表层水区，而在它的深部甚至更为困难。深海面积达到 2.7 亿 km^2，而我们从总计仅约 500 m^2 的岩芯以及从海底上多次拖曳拖网和深海小撬取样的面积，得到我们的洋底的动物区系的知识！

所有大洋在南方高纬度上相互连通，而巴拿马地峡仅仅在比较晚近的大约 300 万年前才形成。由于海洋缺乏物理阻限和生产力比较低下，进化多样化的机会可能比较少。按照目前描述的，海洋的科包含的属比陆地的科包含的少，并且这些属包含的物种也比较少，因此从海洋里知道的物种少了许多：仅仅描述了大约 21 万个海洋生物物种，而来自陆地的约 180 万个物种。相似地，大概有超过 25 万个陆地植物物种，但是只有 3 500～4 500 个浮游植物物种。然而，甚至迄今十分有限的海底取样也显示了十分令人惊奇的多样的生物种类，那曾导致美国的海洋学家弗雷德里克·格拉斯尔（Frederick Grassle）和南希·马乔维克（Nancy Maciolek）[1]估计深海含有的物种在 100 万和 1 000 万个之间。

总之，经常引录的许多海洋类元的广阔地理分布区和伴同的缺乏多样化物种，是比实际更为显著的，而它可能是因不充分的分类学造成的。然而很多开阔海洋物种看起来是广布的。例如，小箭虫（*Pterosagitta draco*）见于所有大洋的热带和亚热带水域，这对多毛类（毛虫）和叫做磷虾科的甲壳类（它们形成须鲸和许多其他海洋动物摄食的“磷虾”）也是真实的。生活在更深水中的箭虫分布区从亚北极到亚南极，因为在这些比较大的深度下温度的纬度变化不大[2]，并且这种格局也见于在那里生活的鱼类中。不过，在大洋中有某种地域特殊性。例如，在太平洋和大西洋不仅有锯齿箭虫（*Sagitta serratodentata*）的不同亚种，而且在南太平洋有一个不同的物种太平洋箭虫（*S. pacifica*）。另外，分子证据提示一些广布的“物种”的一致的外形掩盖了生活和生理的颇大多样性，所以它们实际上大概趋异成若干地理上确定的物种。例如，Gibbs[3]评论道，*Nomiostomias* 属鱼类，被认为只有 8 个物种，而现在知道有 100 个以上。相似地，现在有分子证据提示，虽然许多广布的海洋物种在它们的整个分布区显得一致，但是它们实际上趋异成若干地理上不同的物种。几乎毫不夸张地说，对海洋知识，我们仍然只抓到一些皮毛。

海洋物种的缺乏分类学分化大概是迷惑人的，一些鱼类物种的行为的稳定性也提示了这个事实。例如，太平洋沿岸的太平洋鲱（*Clupea harengus pallasi*）主要在两个地点产卵：旧金山湾或更北 50 km（30 英里）的托马利斯湾（Tomales Bay）。幼鱼在它们的海湾家乡待大约 1 年，然后出游到大洋，在那里它们待 2 年。它们的寄生虫的研究表明，然后一条一条鱼返回它们原来的家乡海湾依次产卵[4]。不仅来自不同海湾的鱼表现它们含有的寄生虫不同，而且这些寄生虫提示两个鱼类种群在不同地点摄食。这是因为托马利斯湾种群的中间寄主是鲸，它们生活在近海，而旧金山湾种群的中间寄主是海豹、海鸟和鲨鱼，它们见于靠近沿岸。因此，在海洋中缺乏明显的阻限，可能只是我们缺乏了解的结果。

不过，海洋生物（生活在潮间带或者浅水区的那些除外）的分布通常比陆地上的生物宽广得多——至少在科或者属的水平上。因此，哺乳动物的大多数科仅仅见于单个动物地理区，而海洋生物的大多数科是世界性的或者在世界的海洋广布的。所以海洋动物区系包含的属或者种不同，而不是科的相互不同。这些属或者种不能通过不同的英语名而知道，因此我们只能按它们的拉丁

学名提到它们。结果，虽然解释例如南美洲动物地理区含有特有的犰狳科、食蚁兽科和树懒科是容易的，但是人们只能通过给出拉丁学名的长长名录解释海洋区的生物区系之间的不同。

尽管有所有这些差异，但作为生物地理学单位巨大的海盆是与大陆相似的。虽然它们的格局是比较混淆的，它们展现了同样的现象，并且产生同样的问题，它们通过散布或分替解释，或者由于扩张、融合或再分的不同历史，或者由于不同的进化事件的差异程度。但是，因为海洋动物区系依旧知道得较少，所以我们在得出结论时，或者猜想与大陆生物地理学相关联的特殊演绎或归纳必然对海洋生物地理学有效时，必须更为谨慎得多。不过，南非海洋动物学家斯图尔特·格兰特（Stewart Grant）和罗布·莱斯利（Rob Leslie）的新近研究[5]表明，狗鳕属（*Merluccius*）生物地理学与比较熟悉的在陆块上散布的地图的某种

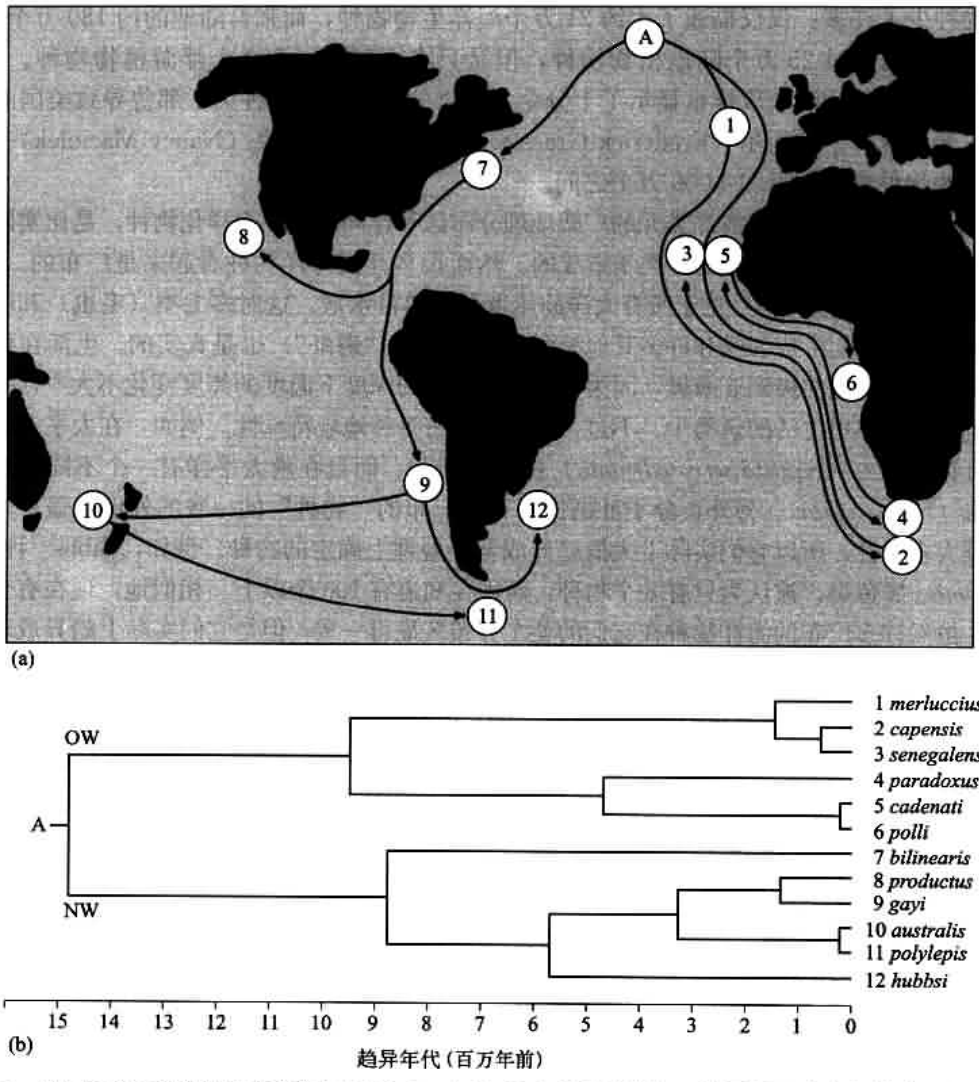


图 12.1 化石和分子资料提出的狗鳕属（*Merluccius*）12 个物种的散布。地图显示分布和散布。数字指种系发生关系（下）所示的各别的物种，分支图也表示不同世系之间的趋异的年代。A. 祖先狗鳕属；NW，西半球世系；OW，东半球世系。（资料来自 Grant & Leslie[5]）

有趣的平行（图 12.1）。化石和分子资料提出的种系发生，表明该属可能是在早渐新世起源于北大西洋－北冰洋的浅海。从这里，东半球世系和西半球世系趋异，沿大西洋的东海岸和西海岸的大陆架而下。东半球世系穿越好望角，进入印度洋，而后又散布回到西非和离开西非。西半球世系通过北美洲和南美洲之间仍然开放的间隙，扩散进入太平洋，在太平洋内它向北、向南和向西扩散，又回绕合恩角进入南大西洋。

海洋中和海底上的带

深海刚好占海洋环境的 50％以上，它的周围是与大陆相邻的浅海区域。二者之间的区别是地球的基本结构造成的。大陆在海洋的底平面上升起，因为组成它们的岩石不如深海海底的岩石致密，因而比较轻。海水覆盖大陆的下部，称为大陆架（图 12.2b）。在这些称为“陆缘海”或者浅海的海中，水的深度依它有多少水出去形成大陆上的冰盖和冰川而不同。现在它们有 200 m（650 英尺）的最大深度（除南极洲外，那里冰的巨大重量压迫了大陆，以至陆架的边缘位于大约 500 m 深处）。在大陆架的边缘叫做陆架端（shelf break），海底微小的坡度急剧加大。由此向前，大陆斜坡下降相对陡峭，直到它达到深深的洋底，那被称为深海平原。这些洋底全部被沉积物覆盖。在大陆架和大陆斜坡上覆盖着厚厚的沉积层，主要是衍生自大陆岩石的侵蚀。这些沉积物在大陆斜坡的边缘跌落，并且在相邻的深海平原的边缘上形成称为大陆海隆（continental rise）的楔形。在平均深度为 4 km（2.5 英里）的地方，深海平原覆盖了海洋面积的 94％和地球表面的 64％，因此是一切环境中最广大的。在印度洋和太平洋，深海平原边缘也有一个海沟系统，深度达到 11 km，老的洋底在那里回到地球深处消失（图 2.8）。

因为物理条件随着向下移动而改变，离开表面的光线和温暖，在海水中可以区分许多不同的深度带，而海底的形状相似地界定那里的若干不同的区（图 12.2a）。

水从表面温暖因而比较不致密到比较大的深度比较寒冷和致密，条件并不是均匀地变化，这也许是海洋最重要的物理表征。代之，有一个密度迅速变化的比较狭窄的带，称为“比重渐变带”（Pycnocline）。（这大多数由一个温度的迅速变化引起，在这种情况下它可以称为“温度渐变带”。但是它也能由盐度的迅速变化引起，在这种情况下它称为“盐度渐变带”。两者能存在于同一个区域，如同在热带西太平洋的某些部分，那里一个接近表面的“盐度渐变带”位于一个“温度渐变带”大约 110 m 之上。）

海洋的表面层到大约 200 m（650 英尺）深，是最容易产生极端温度的。这在高纬度的冰覆盖下可能是低到－1.9℃（海水的冰点），或者在封闭的低纬度水体比如红海中超过 30℃。在25～250 m 之间的一个深度，温度开始与比重渐变带共同迅速下降，并且继续直到 800～1 300 m 的深度，它达到大约 4℃。在更大的深度，温度缓慢减少，直到在大多数纬度，它在大约 3 000 m 达到 2～3℃ 的极小值。然而，在南、北极海，它可以在挪威海低到－0.5℃，或者在南大洋的多个部分低到－2.2℃。在 3 000 m（大约 10 000 英尺）以下，只有非常细微的温度梯度。

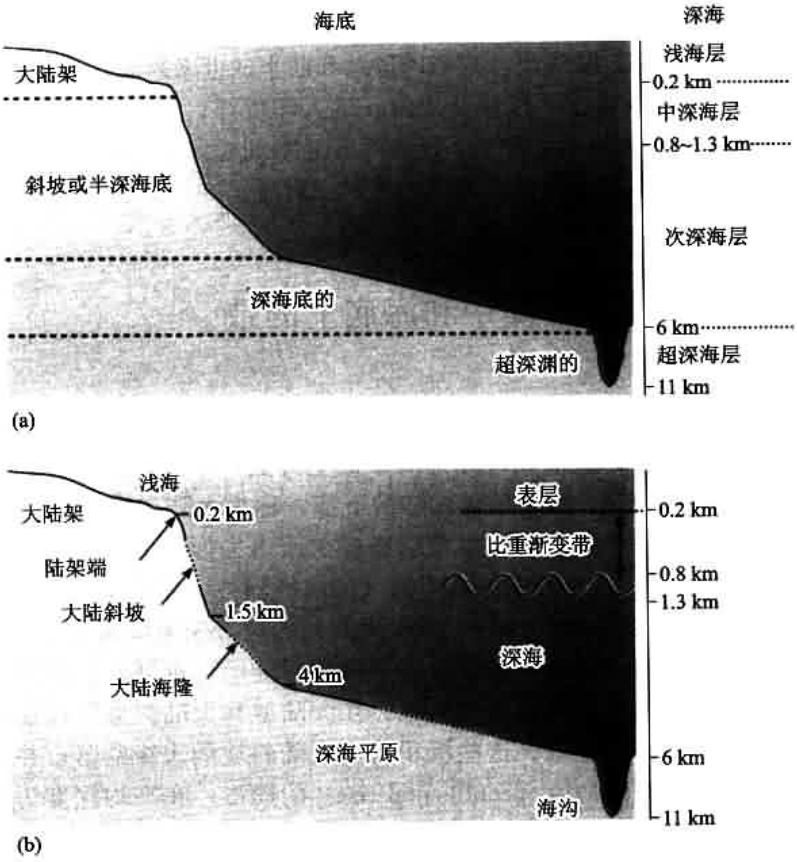


图 12.2 (a) 海底（左）和深海（右）的垂直划分图解；(b) 生物带，海底的（左）和深海的（右）（不指标尺）。

如同我们将要见到的那样，比重渐变带是海洋中最重要的生态界限，因此，概述控制它的表征的主要特征是有用的。它开始所处的深度和它的厚度依纬度、地区和季节而异。在更为接近赤道的地方，大约北纬 20°和南纬 20°之间，比重渐变带在比较浅的深度开始，因此在光照带之内，表现比较大的、依深度变化的速度，并且更难和邻近的水混合。在这个近赤道带中，也有温度上整年不大的变化，因此比重渐变带是一项持久的特征，并且位于一个恒定的深度。在更为接近两极的地方，比重渐变带开始的深度位于更深的水平上，但是也依照一年的时间变化，在冬季比在夏季深；它非常稀少地和暂时地处在光照带中；依深度变化的速度比较慢；并且对混合比较不耐受。冬天比重渐变带在近极地区可能消失。

海洋的基本生物地理学

海洋生物地理学内的最基本的划分在浅海（或“近海”）界和深海（或“远洋”）界之间，原因是洋盆的形状。这两个界之间的主要差异是范围的差异。当然，浅海占的总面积比大洋小，并且各个浅海也比任何一个大洋小。但是各别浅海彼此间也比大洋不同，并且每个浅海本

身比在大洋的任何相等面积里包含更多样的环境。如同我们将见到的那样，大洋界中的生物格局是外部因子诸如地球的旋转与太阳的热和光的结果。造成的格局可以在最大的范围，如北太平洋或南大西洋看见。虽然这些大洋格局也影响浅海，但是它们在那里的影响不如海底的性质、地方性江河和溪流贡献的沉积物和淡水、或者潮汐的格局等局部影响明显。除这些物理差异之外，众多的浅海也是被一望无际的大洋相互隔离，给予独立进化的机会和特有性。

海洋生物地理学之内的次级划分是在浮游生物的分布格局和底栖生物的分布格局之间，浮游生物在水中自己游泳或漂浮，而底栖生物生活在海底之上或之中。（游泳的浮游生物称为“自泳生物”，而漂浮的称为“浮游生物”。）底栖生物的分布取决于海底的局部表征，而浮游生物的分布是十分独立于海底的深度或性质的。然而，浮游的和底栖的物种往往由相似的过程散布，因此有表现相似的分布格局的倾向。这也因为两者都取决于表层水的生产力格局，有机物质从表层落到比较低的水平，并且最终落到海底。

现在将依次论述深海界和浅海界的生物地理学。

深 海 界

在上方几十米的水——透光带之下没有足够的阳光支持光合作用。阳光的加热作用也主要局限在上方的风混合层，叫做海洋光合作用带，厚度从几十米变动到 200 m（图 12.2a）。位于这一层和下面那些层之间的快速过渡带，叫做比重渐变带。在这个水平上，水的温度下降，因此它的密度上升，而比较温暖、阳光比较多的海洋光合作用带，包含活的生物的浓度远远大得多，它们的活动减少水的养分含量。因此，比重渐变带是海水内最重要的界限。然而，它不仅是一条迅速过渡的带，而且它自己也是一种环境，就它自己的表征性生物区系而言，在这个光照贫乏带，可以与陆地生态学的阴地植物区系相比较。

中深海层带位于比重渐变带之下的昏暗带中，延伸到接近 1 000 m 的深度。白天在本带生活的鱼类许多在夜里向上移往表面，摄食那里比较丰富的动物区系。次深海层带位于中深海层带以下，它延伸到 6 000 m 的深度；它是一个完全黑暗和温度寒冷几乎不变的带。这个带的鱼类距离表面太远了，所以不能每天移动到表面。最后，深海沟的超深海层动物区系被认为主要是特有的，因为许多海沟是彼此隔离的。

深海界的生物地理学最好是由首先描述海洋内的循环格局来处理，因为这些导致它们的养分浓度的差异，进而影响那里的生物分布格局。这方面的许多内容由英国的海洋学家马丁·安杰尔（Martin Angel）新近做了评述[6,7]。

洋盆的动态

海洋中水的运动格局是由稳定的环流——巨大的水团支配的，它们充斥洋盆的很大部分空间，它们水平旋转，通常有 19～20 年的周期性。它们的旋转是风的格局引起的，风的格局本身起因于太阳能在地球表面上不均匀的分布以及地球的向东旋转。来自炎热的赤道地区的热量通过风的移动格局向两极分布，风在北方的中纬度顺时针方向旋转，而在南方中

纬度逆时针方向旋转（见第123－124页）。这些风的格局产生了下方水的相似运动格局。因此温暖的洋流沿大洋西缘流离赤道，而寒冷的洋流沿它们的东缘流向赤道（图12.5）。在大西洋和太平洋，赤道的水都有向西的表面流。因为印度洋的风表现出一种季节性逆转，即“季风”，所以印度洋中的洋流格局是相似复杂的。北冰洋是几乎完全被陆地封闭的，因此它的水只有一点儿向南散布，主要向格陵兰的东边和西边。南极大陆是由一条持久寒冷的、向东流的水带围绕的。

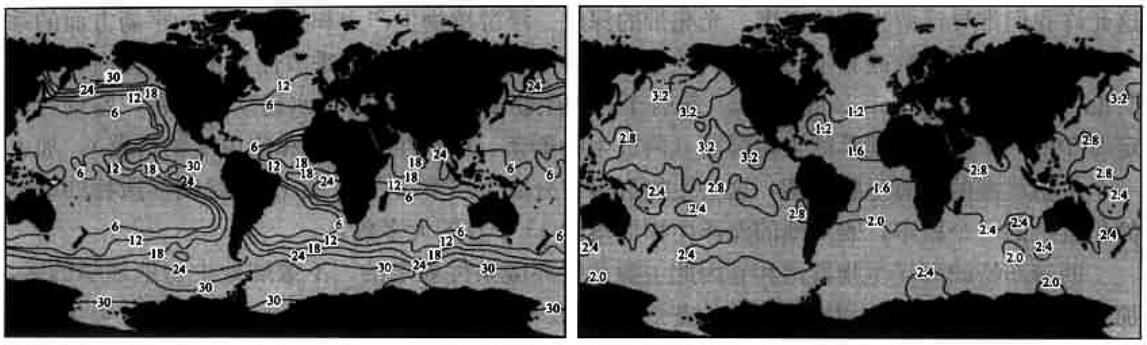
在这些海洋水的水平运动之外，也有一种垂直的循环，由水温和盐度差异驱动。由于两极地区的水冰冻成实际无盐的冰，过剩的盐丰富了紧接冰下的水层。因此，这些水通常是含高盐的和致密的，造成它们向下沉。在两个地区（沿格陵兰的东侧和南极半岛附近）（见图5.10），因某种缘故，这种水并不简单地与比较深的海洋水混合，却下沉到洋底作为一种水的内聚体叫做底水。因为它是冷的，这种水也富含溶解氧和二氧化碳，因此它能够由这些表征以及由它的盐度识别。由于它通过海洋扩散，因此把氧气带到甚至最深的、远离表面氧气的水中。这依次向上置换水，产生所谓热盐循环。海洋水完成一次垂直循环需要的时间估计在大西洋为275年，在印度洋为250年，在太平洋为510年[8]。

一个相似的现象是，在北太平洋和北大西洋靠近巨大大洋环流的中心，那里气候正常是晴朗无云的，表面因蒸发失去的水比它因降雨获得的多。它也变得更为多盐和致密，因此，它在南面和北面遇到相邻的水，沿着叫做辐合的线（在图12.5中示为虚线），沉到比它们更轻和更淡的水下面。辐合同样见于两组洋流会聚的地方，如同在北太平洋极前辐合带和南亚热带辐合带（在图12.5中由深灰色表示）那样。

水垂直运动的另一个原因是风沿着美洲、非洲、大洋洲的许多地方的西海岸向海面吹。这些风从海岸吹走温暖的表面水，然后这种水被上涌的比较深的水置换。水的一种相似的向上运动见于大西洋和太平洋中叫做辐散带的地区，那里在去向不同的洋流之间有一种切变。太平洋赤道辐散带（图12.5，PEqD）位于向西的赤道洋流和向东的北太平洋赤道逆流之间相遇的带（图12.5，NPEqC）之南。南极辐散带（在图12.5中示为一条小圈虚线）位于向东的南极洋流和与南极洲海岸线相邻的、向西的狭窄的条带之间。

海洋水的循环格局，包括水平和垂直两者，也产生主要养分诸如硝酸盐、磷酸盐和硅酸盐浓度方面的格局。在空间和时间上这些养分可利用性的格局对海洋生物有深刻的影响。例如，硅酸盐对称为硅藻的浮游植物的骨骼的产生极端重要，硅藻是沉入海洋的比较深层的有机物之雨的主要来源。因此，在水上升到上涌和辐散带表面的地区的格局（图12.5）、表面水的养分可利用性（图12.3）和海洋中的生产力格局（图12.4）之间有一种密切相关。因而，虽然上涌区域只占海洋表面的0.1%，但是这些区域提供世界渔捞量的50%。（必须强调的是，海洋中所有的初级生产力局限在最上层几十米，因为在这个深度以下，阳光被水吸收和散射。）决定生产力的限制因子究竟是磷酸盐的水平还是硝酸盐的水平，存在长久争论。一个新近的模型[9]提出，这些各有作用，在调节海洋生产力上，硝酸盐在数小时或数天的短时期比较重要，在较长的时期磷酸盐是比较重要的。

另一项新近研究表明了海洋表面温度的重要性[10]。海洋表面温度的卫星测量解释了将近90%的称为有孔虫的细小单细胞浮游生物密度在大西洋内全部地理变异，并且因为它与在50、



(a) (b)

图 12.3 养分在海洋中的分布。(a) 在 150 m 深度的平均溶解硝酸盐。(b) 在 1 500 m 深度的平均溶解磷酸盐。(自 Levitus *et al.*[48]，经 Elsevier Science 许可)

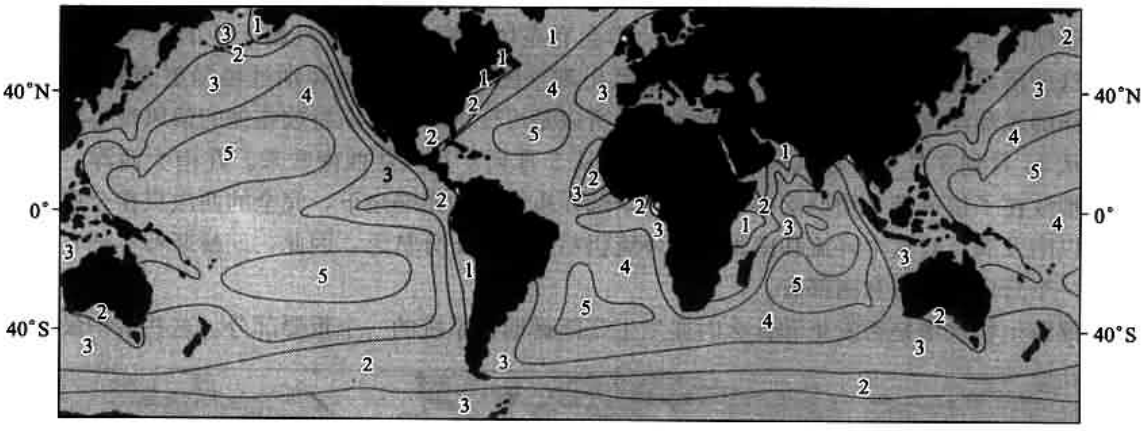


图 12.4 海洋中的年初级生产格局。编号的区域指每年每平方米的碳年生产克数，1，500～200 g；2，200～100 g；3，100～60 g；4，60～35 g；5，35～15 g。(依 Berger[49])

100 和 150 m 深度处的温度密切相关，所以它作为在这些深度的多样性格局的说明也几乎同样合适。这项研究的结果也表明，浮游有孔虫的多样性并不简单地从赤道向两极减少，而是高峰在所有海洋的中纬度。这看来主要受海洋接近表面水平的温度结构的控制，并且可能是由比重渐变带的深度和宽度决定的。温度逐渐变化的和基础深的比重渐变带提供的单位表面积的生态位，比基础浅和变化比较迅速的比重渐变带多。因此，比重渐变带近乎没有的高纬度生态位的划分可能不多，并且因而浮游生物的多样性低。在中间纬度，那里有比较高的海洋表面温度和深厚的持久比重渐变带，导致最大的多样性。然而，在热带，虽然表面温度是比较高的，但是比重渐变带基础浅、温度变化速率迅速，因此它提供的生态位比较少，并且多样性再次减少。

海洋水中的生物格局：大洋内的生物群落和省

虽然表面水的运动格局知道已久，但是仅仅自从可以利用卫星观测以后，才有可能综合和连续地监控它们的生物格局。现在能够以这种方法测量水的叶绿素含量（见图版 12.1），并且

这允许我们推导浮游生物的密度、光亮带的深度、浮游植物生产力和损失之间的平衡方面的季节循环，这可以导致或者不导致称为“水华”的浮游植物生物量的季节性增长。英国海洋学家艾伦·朗赫斯特（Alan Longhurst）统合了这种生物学资料以及海洋水运动的资料，鉴别和界定海洋中三个生物地理学的生物群落（两极生物群落、西风生物群落和信风生物群落），加上一个包括浅海的近海生物群落，这些生物群落被分成生态学省[11]。图 12.5 是朗赫斯特的地图简化重绘的一个版本，表示他的海洋生物群落的 33 个省的大多数。

朗赫斯特的海洋生物群落和省因此主要是按环境条件界定的，不像陆地生物地理学的区，那是由它们的动物区系和植物区系的差别表征的——虽然这种差别可以因为深入的分类学揭示省之间比较多的生物区系差异而消失。这两个系统的另一个差别是这些省之间的精确界线年年季季有别——尽管构成基础的格局保持稳定。

要是世界的地形更为一致，每一个大洋就会由两个巨大环流占据了——一个在北边，顺时针方向旋转，而另一个在南边，逆时针方向旋转。每个环流的向极一半会有西风和海洋流，并且属于他的西风带生物群落，而向赤道一半会有东风和海洋流，并且属于他的信风带生物群落。这种格局在北大西洋和北太平洋的确已出现（图 12.5），但是在别处格局更为复杂化了。印度洋的风和洋流，因为每年的季风逆转，所以是可变的，朗赫斯特放在他的信风带生物群落中；从 11 月到 3 月或 4 月风从东北吹来，而从 5 月到 9 月风从西南吹来。在南大西洋，整个环流被放在了信风带生物群落中，因为它全部在东南风的影响之下，完全的西风只在合恩角的纬度以南发展。对这个环流和南太平洋环流仍然知道得十分贫乏，因此，朗赫斯特不把它们的任何一个分成北部省和南部省。

浮游生物水华是否发生和什么时候发生是朗赫斯特系统的一个重要部分。这些水华最好通

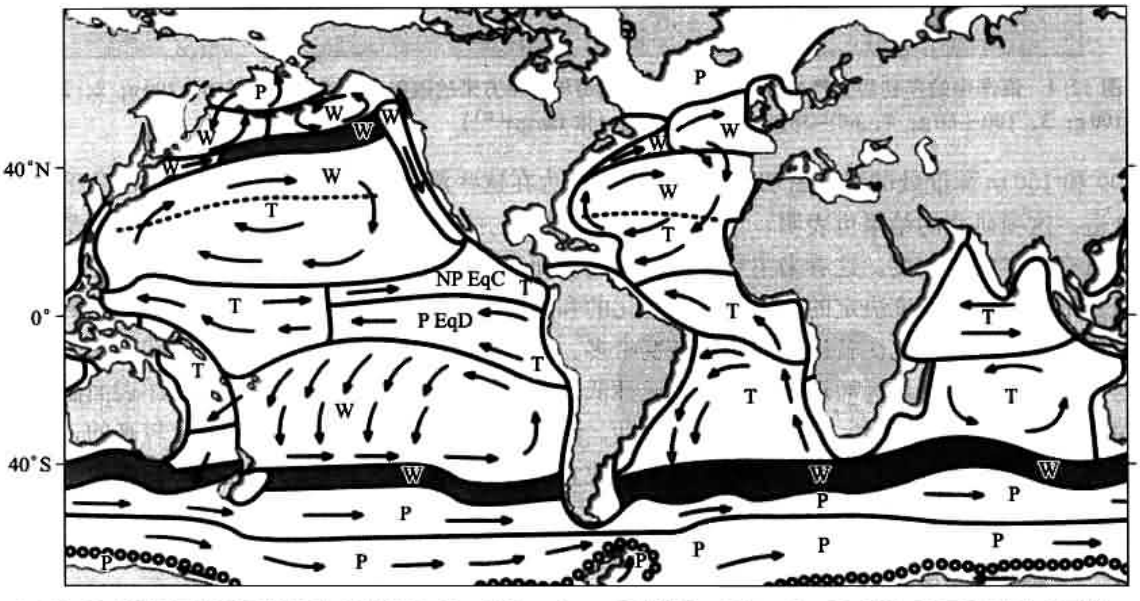


图 12.5 海洋生物地理学的生物群落和省，依 Longhurst 重绘[11]。字母（P、T、W）表示分别放在两极、信风带和西风带生物群落中的省。NPEqC，北太平洋赤道逆流省；PeqD，太平洋赤道辐散带。北太平洋极前辐合带和南亚热带辐合带深灰色。南极洲辐散带示为一条小圈连线。

过想象一个有稳定条件的海洋来理解，其中透光层有恒定的深度，并且深度和比重渐变带同样。在这个透光层内，太阳的光和热容许浮游生物不停地生长，但是它们的总生物量是由摄食浮游动物和养分供给保持的一个恒定的低水平，正常情况下，只要养分可以被得到，便被浮游植物耗尽。

事实上，这或多或少是朗赫斯特信风带生物群落大部分的格局，它的主要组成区域是风和海流总是从东方来的，并且也有足够的一年到头的阳光，使温暖的透光层持久而有近乎恒定的深度。由于这一层的稳定性，被浮游动物耗尽养分供应的表面水和养分比较丰富的比较深的水的垂直混合不多。结果，藻类的生产力季节变异不大，因而毫无藻类的水华。然而位于大西洋的赤道两侧的信风带生物群落省提供了这个的例外，因为在这个省里夏季有信风力量的增强。这导致表面水在洋盆西部积累和在东部相应减少。这又转而容许更深的、养分丰富的水在这个东部地区向上升。结果，它现在是在透光层内，因此它的养分能够点燃夏季的藻类水华（见图版 12.1a）。（这个现象在太平洋内并不发生。因为对于要有足够时间才有这样的效应的季风变化，它是太广阔了。）

朗赫斯特的西风带生物群落由春季有藻类水华的省组成。它包括三种颇为不同的季节状况：在大西洋的高北纬的省、在太平洋的相似纬度的省和见于两个半球的比较低的纬度的其他省。这三种状况将依次叙述。

在北大西洋东部，浮游植物生产力是受光和养分二者限制的。因此水华只在春季发生，那时阳光的总量增加，并且比重渐变带向表面上升。浮游植物的增加速率是极其迅速的和不可预见的。结果，它不受摄食的浮游动物的控制，浮游动物的增加落后于浮游植物的增加。代之，在几天内，耗尽所有可利用的养分，比较大的浮游生物（比如硅藻）死去或者失去它们的浮力，并且它们的遗体向下经过水柱落到深海底。它们在上层水的位置由细微的“鞭毛藻”（单细胞生物，有一条鞭子般的鞭毛，有驱动作用）和蓝细菌（微微浮游生物）取代。这些担负此后初级生产的 80%～85%。然而，因为它们太细微，不易沉下去或者被浮游动物从水中过滤出去，它们不能形成通向经典食物网的基础，正如在太平洋所见那样（见下文）。在秋季这个区域往往有第二次水华。这可能是由于水通过风暴的混合带给表面水新的养分供应，或者因为浮游动物摄食者许多下沉到比较大的深度过冬了。这种秋季水华是短命的，因为失却光照强度很快限制光合作用活动，并且当上层的养分被耗尽时它迅速下降。整个冬季生产力仍然在一个很低的水平。

在北太平洋的高纬度地区，春季水华（见图版 12.1d）并不耗尽所有可以利用的养分。这可能是因为它的时间是比较可预见的，因此在深处过冬的浮游动物摄食者，比如桡足类新哲镖水蚤属（*Neocalanus*）在适当时间上升到表面，准备摄食浮游植物，控制它们的数量。然而，也可能是铁的可利用度是一个限制因子。不管原因可能是什么，上层水的硅藻水华并不“消散”，因此是在更长的时期可以得到的，直至进入夏季（见图版 12.1a），作为向上经过浮游动物、鱼类和大型甲壳类而后到海鸟、海豹和鲸的食物链的基础。

西风带生物群落的其他省（它们共占海洋的一半以上）位于比较低的纬度，因此光不是一个限制因子。因此，浮游植物的生产力在冬季随着混合层的逐步加深释放给表面层养分而增加，并且在初夏随着这些养分被耗尽而下降。

在朗赫斯特的两极生物群落中，是光而非养分限制藻类生长。因此，这种生长在春季随着

阳光延续时间和强度的增加以及（如果有的话）冰的融化而迅速增长（见图版 12.1d）。这种水华的峰期接近仲夏（见图版 12.1a），此后它因为被浮游动物摄食而下降。然而在 9 月有第二个峰，那时桡足类摄食者下沉到比较大的深度越冬。这第二个峰期在南极不大出现，在那里这些桡足类比较靠近表面，在浮游植物中间越冬。

最后，值得注意的是有些区域，由于某种原因，虽然在表面的水中养分的水平仍旧是高的，但是这并不导致生产力增长。这些地区叫做高养分/低叶绿素地区，包括北部亚极太平洋、东部热带太平洋和围南极洲南大洋。已经提出，这是因为生产力继续受摄食的浮游动物的限制，或者由于某种其他养分或许是铁的缺乏。当然，在南极洲铁添加到来自南大洋的海水样品中，结果生产力水平增加 4 倍[12]。

如果人们缩小比较的范围，从整个海洋的范围缩小到它们的组分环流，那就有动物区系差别的某种证据。特别是美国海洋学家布赖恩·怀特（Brain White）[13]相信，由于板块运动的变化，人们能够在不同水团在太平洋的出现顺序和某些鱼类的不同物种间的关系之间找到平行。深入的工作将在这上面扩展，把与陆生动物地理区知道已久的相同的分类学基础给予朗赫斯特的不同的省，那是可能的。例如，许多太平洋浅海层生物的分布限制彼此重合，并且似乎是与水团的格局有关[14]。在朗赫斯特的省中看到的温度、养分可利用度和浮游植物生产的格局，对于在它们中间栖居的生物有根本的重要性。每个种群必定因此是生理上和行为上适应于在它自己的水团中的条件。如果种群是一个分离的物种，遗传上与别的不同的话，就只能进化这样一套适应。

最后，转到甚至更大范围的比较，北大西洋的海洋动物区系比北太平洋少得多，并且特有种类少得多。有关这个的理由可能是因为大西洋比太平洋小，因而提供的区域更小，其中进化新颖性可能出现并散布到大洋的其他部分。

洋底上的生物格局

在高水位和低水位之间的潮间带之外，海洋生物学家识别了生活在海底的生物的 4 个不同生物带（图 12.2a）。（必须再次强调，条件和动物区系上的变化总是逐渐的，因此两个带之间的边界仅仅是一个比较迅速变化的水平，而不是一个突然变化的水平）。大陆架带由低潮位以下的大陆架组成。其他水平位于相继比较大的深度：半深海底带（也叫做斜坡或次深海底带）、深海底带和超深渊带。超深渊带是容易界定的，因为它由海沟的环境组成，深度超过 6 km（3.5 英里）。然而，大陆架带、半深海底带和深海底带之间的界限深度依季节、条件和纬度而异。

半深海底带的上部水层正常情况下是在大陆架的边缘，在大约 200 m（650 英尺）深处。它的下部水平变动颇大。在表面水冷的地方，如同在北极地区，半深海底带/深海底带的过渡相似地是在一个比较浅的水平，大约 400 m，并且半深海底带动物区系本身扩展到表面的 12 m 深度之内。在比较低的纬度，靠近赤道，那里水温一般比较高，半深海底带/深海底带的过渡是在一个比较深的水平，通常在大约 900 m，在比重渐变带的基部。在这个水平，水温降到 4℃以下，更往下，它降到 1～2.5℃。瑞典动物学家斯文·埃克曼（Sven Ekman）[15]是海洋动物地理学的奠基人之一，把半深海底带/深海底带过渡的带深度的这种变化叫做“赤道沉浸”

(equatorial submergence) 的原理。这种变异的格局有力地提示，过渡发生的深度是独立于温度的。

所有这些水平的海底都是由淤泥和软泥覆盖的——软泥是衍自生活在上方水中的生物残余的有机沉淀物。不仅比较大的生物的身体碎片，而且这些残余的大多数是浮游动物和（尤其）浮游植物的，后者被称为植物碎屑，它们粘在一起形成大片，成为海雪 (marine snow)。在上方水中发生植物水华的时候，这像暴风雪落到海底，被生活在那里的动物消耗。这种再循环的强度，在加利福尼亚外的圣卡塔利娜盆地 (Santa Catalina Basin)，估计每 70 年整个上方 10 cm 的有机沉积物被蠕虫吃掉和排泄。

现在转到这些带中动物区系的性质，人们可以区分两个十分不同的环境。一个极端是生活在大陆架上的动物区系。在这里，条件既在时间又在空间上变化，但是温度是比较高的，并且那里有光线，为丰富的生态系提供能量基础。另一个极端的是深海底带的动物区系，适应无光的、寒冷的水，其中惟一的能量来源是上方的植物碎屑之雨。在这些带的每一个中生活着特别适应那个环境的生物。因此，半深海底带是一个中间带，带内有随着深度逐渐变化的、从主要像大陆架的动物区系到主要像深海底的动物区系。动物区系随着深度置换的精细格局，按照各个物种的生理耐性和限度，以及它们与地方性竞争者和捕食者的相互作用，一处与一处不同。

半深海底/深海底的动物区系随着海底的变化格局，在北美洲的大西洋海岸外受到广泛研究。由于大陆架是环境的物理变化最迅速发生的点，那么在这个地区发现动物区系变化速度最快是不令人惊奇的；越在比较大的深度，越是以比较慢的速度继续。

这些动物区系的另一个方面是它们的多样性程度。这再一次在北大西洋西部受到最广泛的研究，在那里动物区系表现出一种十分清楚的格局[16]。迄今有关大陆斜坡的动物区系多样性的最好资料来自弗雷德里克·格拉斯尔 (Frederick Grassle) 和南希·马乔韦克 (Nancy Maciolek)[1]，他们在沿新泽西海岸外的 176 km (110 英里) 的大陆斜坡取了总共 8.69 m^2 (3.5 平方英尺) 的装箱岩芯。这些不仅包含近 800 个物种，而且每个新的岩芯含有新的物种。沿大陆斜坡在 1 400 m 拖一次拖网一个小时，产生了 25 000 份标本，属于 365 个物种。但是在 4 800 m 的深海平原实行同样的操作，只产生 3 700 份标本，属于 196 个物种，表明随着海洋深度增加，动物区系多样性不出意料地下降。而在许多其他类群，动物区系的多样性在大陆架上是低的，在深海中部深度 (2 000～3 000 m) 高，而在深海平原又低。

这些变化的终极原因看起来是，随着离开高生产力的表面水，食物和可以利用的养分逐渐变化。问题是鉴别这种变化怎样施加在海底的群落结构上。已经提出许多机制，比如从不同的种群增长速率产生的捕食或者竞争强度的变化。一个有趣的新近发现是，动物区系多样性和海底沉积物的表征、尤其颗粒大小的多样性之间相关[17]。因为在无光的深海没有什么初级生产，它的经济是以落到海底的有机颗粒为基础的，生活在海底上或海底中的动物区系，是以这种以碎屑为食的动物占优势的。因此比较大范围的颗粒大小，为半深海底的底栖动物区系提供更大范围的生态位。

不论深海底栖生物的相对多样性什么精细格局（或格局的范围），深海平原的总多样性是非常大的——即使因为食物供应的低水平深海生物量是很低的[1,18]。对这些动物区系的生态学了解得如此贫乏，因此这种出乎意料的动物区系丰富性的原因是难以确定的。可能是深海平原

上缺少散布阻限，造成在它的广大面积中的不同地方进化的许多生物容易广泛分布。结果，大量物种的共存可能得到另一个现象的促进。深海底栖生物环境往往受浮游生物的集群或者比较大的生物遗体停留的扰动。已经提出，这是如此地频繁，因此群落难得有机会达到最后平衡，其中有的物种由于对手物种的竞争变得局部绝灭。

关于深海底栖生物的动物区系组成的信息总量仍旧十分有限，而且在地理上十分不平衡。它的大多数来自大西洋的西部，而无一来自中部洋区，并且它也几乎全部派生自软底群落，硬底群落的知道不多。因此，鉴别单独大洋的深海底上的不同生物地理区域，甚或列出一个大洋和另一个大洋之间的动物区系差异的名录，是不可能的。

关于超深渊带的动物区系的系统信息甚至更少，此带位于巨大海底深沟中，深度在6000～11000 m。正如从它的巨大深度可以预期的那样，它的动物区系是极其稀少的，甚至比深海平原还要贫乏，但是它也似乎是不同的——大约68%的物种、10%的属和1个科是超深渊带特有的。大多数特有物种有少于1500～2000 m的垂直深度范围，因此有一个稳定的随深度增加的动物区系变化。动物区系是局限于沿着深海沟的孤立斑块（图2.8）。这容许特有的物种在每个海沟动物群内颇为独立地进化，并且它们的生物地理关系格局很可能相似于洋中脊的水热喷口的动物区系（见下文）。

什么格局和以怎样的变异存在，或者这些格局可以怎样依照地理位置或海底地形变化，考察这些格局的海洋生物学家要有能力对这些做确定的陈述，仍然为时过早，令人遗憾。

相似地，关于作为一个整体的不同洋盆的洋底的动物区系之间的可能差异，仍然没有足够的信息，虽然差异存在似乎是极其可能的。早期的研究，主要是俄罗斯海洋生物学家的，提出只有15%的深海底栖物种出现在一个以上的大洋，并且只有4%出现在全部大洋。热的物质由于板块分离在那里从地球的深处升起形成新的海底（图2.8）的洋中脊的格局，可以相似地起动物区系运动的比较细小的阻限作用，并且因此界定大洋内动物区系的次级区域。但是这些可能差异的存在、性质和规模尚未确定。在大陆生物地理学上往往发现，大范围的动物区系变化或差异的格局是由进化创新或绝灭的历史事件引起的，接着是从板块构造事件产生的散布或分替；而比较小的差异更可能是由生态因子造成的。看看海洋生物地理学研究在深海揭示相似格局的程度是有趣的。即使在两种环境里运作的过程可能相同，但大洋中十分不同的范围和可能十分不同的速率，可以导致显著不同的结果。

水热喷口动物区系的生物地理学

在比较晚近的1977年，海洋生物学家发现了一种显著不同的深海环境，含有一种动物区系，表现出一种迷惑人的生物地理格局。这位于海岭或者脊上，平均水深是2.5～3.5 km。虽然洋中脊本身有好几百公里宽，但是它们被只有大约一公里宽的断裂谷撕裂，炽热的熔岩在那里冒出。在称为水热喷口的一些广为分散的区域，每个喷口只覆盖几百平方米，冷的海水渗入周围岩石的裂缝。在那里水温可以达到400℃（只有在这个深度的巨大压力阻止它转变成水蒸气），并且与岩石起化学反应，所以它富含金属和硫。在这些超热的水冒出并被周围海洋水冷却的地方，这些矿物从液体沉淀出来。它们有的形成坚固的“烟囱”，可以高达数米，而其他的就作为不同的颗粒处于上升的水雾中，它看起来像从烟囱冒出的烟雾。

伴同这种异乎寻常的环境的是一种独特的动物区系，它的食物网的基础不是捕获太阳能的植物，而是从溶解在热液中的化合物吸取能量的化学合成细菌。这些细菌有些被摄食的或滤食的生物消费，而其他的进行共生生活，颇像光合作用的绿藻生活在珊瑚中（见下文，第 318 页）。它们形成一种主要由蠕虫、节肢动物和软体动物组成的动物区系的基础。这种动物区系是低多样性的，在西雅图西面的胡安·德富卡（Juan de Fuca）断面，只有 55 个物种，并且生物总数的 90%仅属于 5 个物种——2 种腹足类和 3 种多毛类[19]。这种动物区系在其他高度受干扰的生境，诸如火山喷发或森林火灾后拓殖的那些区域是典型的。

喷口群落在洋脊系统的许多位置被发现，但是它们的组成不同，提供迷惑人的有趣问题。问题之一是，它们的生物从一个到另一个喷口的散布方式。它们的幼虫从一个洋中脊穿越深海平原散布到另一个洋中脊，在理论上是可能的，但是喷口环境的极不平常的性质使得那似乎不可能。因此，发现一个喷口的动物区系与另一个喷口的动物区系之间的相似性程度不是取决于它们之间深海平原的距离，而是取决于顺洋中脊和断层系统而行的一条比较长的路径的距离[20]，并不令人惊奇。

在中美洲和南美洲的西面，东太平洋海岭的喷口群落是由长达 2.5 m（8 英尺）的巨大管虫（*Riftia*）占优势，并且也包括一些小虾。同样的群落远在 3 200 km 之外的加拿大西面的胡安·德富卡地区发现，但是它们在那里不属于不同的属，就属于不同的物种——事实上，胡安·德富卡物种的 80%是特有的，但是与更南面的那些有关。这种动物区系的相似性和亲缘关系是因为海岭系统的这两个部分是彼此连续的，直到大约 3 000 万年前，北美洲大陆的向西飘移湮没了这个系统的部分。这个事件似乎促进了海岭的两个现在分离的地区的分替进化。

远在北大西洋，喷口群落是十分不同的，因为它们缺少管虫，并且由小虾占优势——虽然这些小虾属于与东太平洋的那些相同的科。这两个大洋之间的任何联系，最可能是在南美洲和北美洲之间，由于巴拿马地峡的生长而封闭以前，由东向西的间隙，而封闭是在大约 300 万年前完成的。但是这提出了十分不同的问题，因为在这个地区从未有过任何洋中脊系统，所以在两个大洋的喷口动物区系之间的任何联系必定通过幼虫的长距离散布，而不是穿越顺着一个海岭复合体的喷口间比较短的间隙。仅有的备选将是向南和向东顺着围绕南极洲一圈的海岭系统。

在西北太平洋靠近马里亚纳群岛的小海岭的喷口动物区系甚至是更为孤立的，离任何其他海岭系统都有 8 000 km（5 000 英里）远。它比另外两个已知的喷口动物区系更不同，由大的蜗牛占优势，这并不令人惊奇，但是这些蜗牛的 50%属于来自其他喷口动物区系的已知物种。再者，马里亚纳动物区系和别的动物区系之间的散布必定或者是长距离的，穿越无海岭的地区，或者长久以前沿着一度穿越南太平洋的海岭系统，直到它们被大约 4 300 万年前开始的澳大利西亚的向北移动抹平。

浅 海 界

浅海（近海）界和深海（远洋）界之间的一些差异业已考虑（见上，第 302 页），但是一些其他的差异需要现在指明。即使人们把深海界再分成与表面水的运动对应的区域，这些区域

的每一个也比浅海界的任何一个个别单位大很多，那些单位大多数是长而窄的，挤在海岸和大陆边缘之间。还有，这些陆架海的每一个是受邻近陆地的表征严重影响的，比如海岸的性质和河流的存在，河流可以贡献淡水和改变沉积物的输入。因为海相对地浅，海床的性质也通过上方水团的整体影响环境，远至表面本身；而在深海没有这样的相互作用。陆架海也因此是比深海异质得多。

所有这些因素产生两个结果。第一，因为每个大陆架动物区系可能与另一个不同，所以含有它自己的特有的、局部适应的物种，大陆架物种的总数远比远洋的物种总数多，而远洋物种占据的环境全球变化少得多。例如，超过960个物种的近海糠虾科甲壳动物是已知的，比较起来，它们的远洋亲属磷虾科甲壳动物仅86个物种。第二，两个类型的生物的分布区之间有相当显著的差别，因为深海物种很少进入浅海环境（图12.6）。

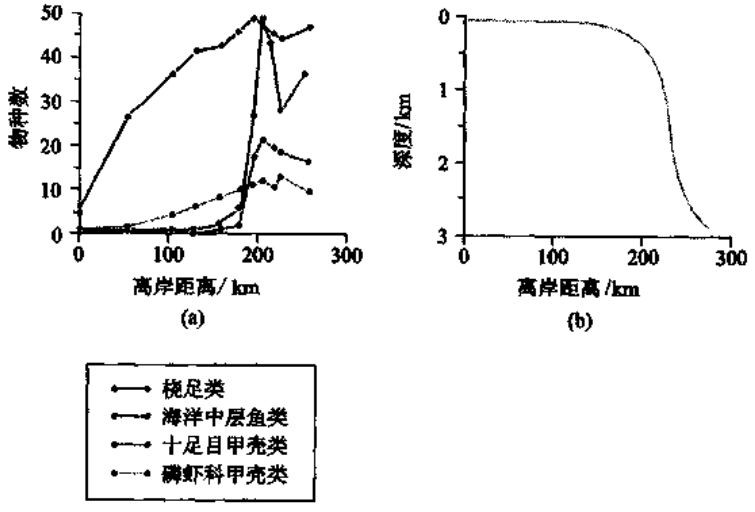


图12.6 佛罗里达外四个不同的深海类群的物种数量，表明了数量怎样随着从远洋向海岸移动而减少，并且往往高峰就在或者靠近大陆架端。（依Angel[7]，经Cambridge University Press许可复制）

虽然陆架海的动物区系本身的环境和生物地理学与深海的那些是十分不同的，不过它们可以集聚成相似的生物地理学单位（参见图12.5和图12.9）。对此有两个理由：一是深海的水本身通常横越大陆架区域——并且即使它们没有横越，它们也不可避免地影响邻近浅海的温度。二是各别的大陆架动物区系之间的任何动物区系的联系只能通过远洋水，它能把浮游的幼体从一个地方带到一个地方。于是，连在一起的大陆架区域，如北半球暖温带地区的多个部分，共有一个特殊的温度体系，因为它们由那个温度幅度的一个大洋表面流连通。

虽然幼体的主要作用可能是保证底栖的成体局部分布，在那里亲本的存在证明环境是有利的，但是它们也可以在比较广泛的散布上起作用。只有幼体到达的位置是环境相似地有利，并且不含比较竞争性的对手或捕食者，这才能成功。然而，沿着大西洋西海岸的底栖无脊椎动物的物种，如果它们有浮游的幼体，就比没有浮游幼体的分布广泛，幼体散布的潜在效能是由这个事实表明的（图12.7）。当然，长命的幼体在散布的日子里将需要摄食，因此，发现这样的幼体在浮游植物季节短的低纬度比在浮游植物季节长的高纬度普遍，那是不足为奇的（图12.8）。

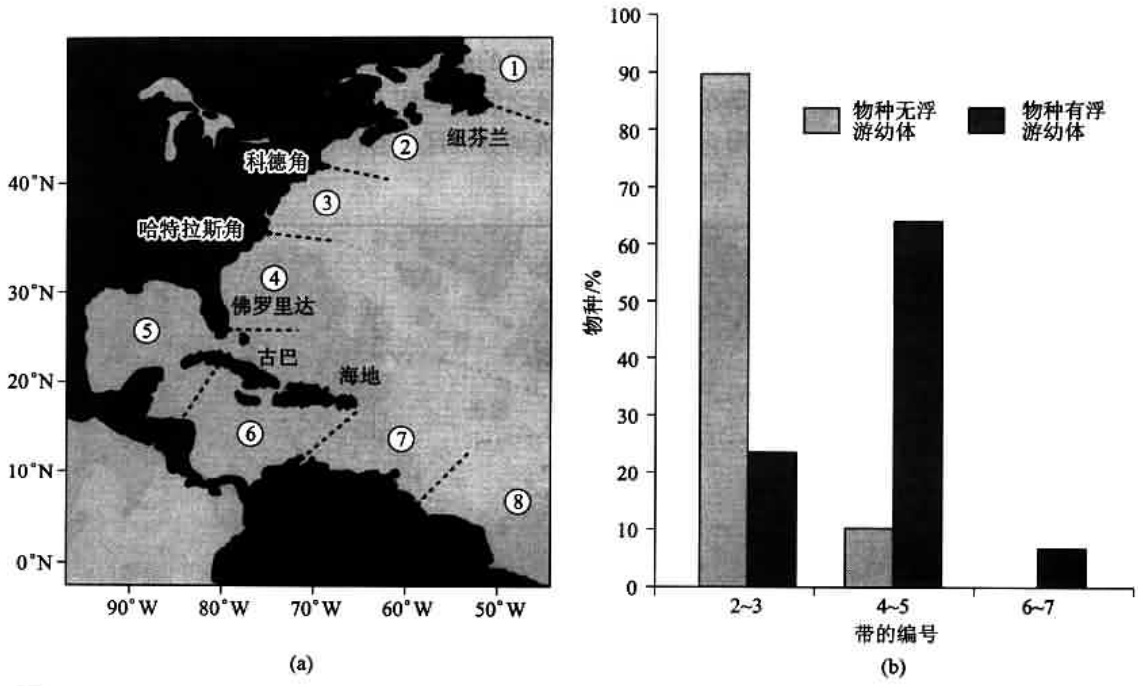


图 12.7 (a) 沿大西洋的西海岸而下的生物地理带；(b) 占据这些带的、有浮游幼体的或无浮游幼体的、底栖无脊椎动物物种的数量。(依 Scheltema[50])

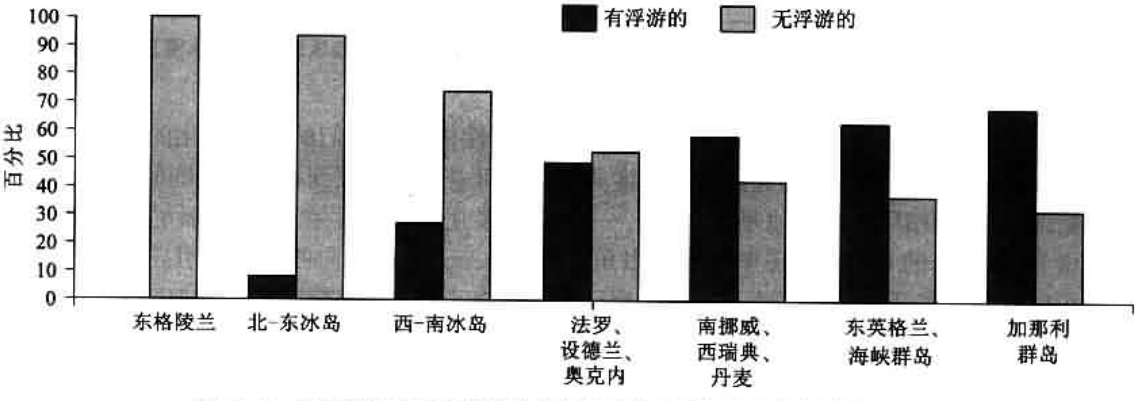


图 12.8 在不同纬度的有浮游的或无浮游的幼体的腹足类物种的百分比 (依 Thorson[51]，经 Cambridge University Press 许可复制)

大陆架动物区系内动物区系的中断

如同我们将看见的那样，大陆架的生物或者它们的幼虫进行大洋东岸和西岸之间的穿越是困难的。结果，不同陆架海的动物区系之间的相似性大部分是在大洋同侧的不同纬度的动物区系之间。这些已被美国海洋动物学家杰克·布里格斯 (Jack Briggs)[21,22]分成单位。布里格斯发展原来由 Ekman[15]提出的一个方案，并且利用关于海岸动物区系的特有性格局的信息，鉴

别了60个以上的地点，那里看来有一个动物区系比较迅速变化的带（图12.9）。这些带有的位于拍击海岸的洋流有变化的区域。这可能既造成水的温度上的变化，又造成在洋流内的动物区系组成的变化。这些位置因此是在不同温度系统之间的界线上。其余的位于单一的洋流温度系统的影响之内，而布里格斯使用它们把每个系统划分成区，有的区再分成省。除了只包含岛屿和岛群的外，他界定了总共22个区和28个省。

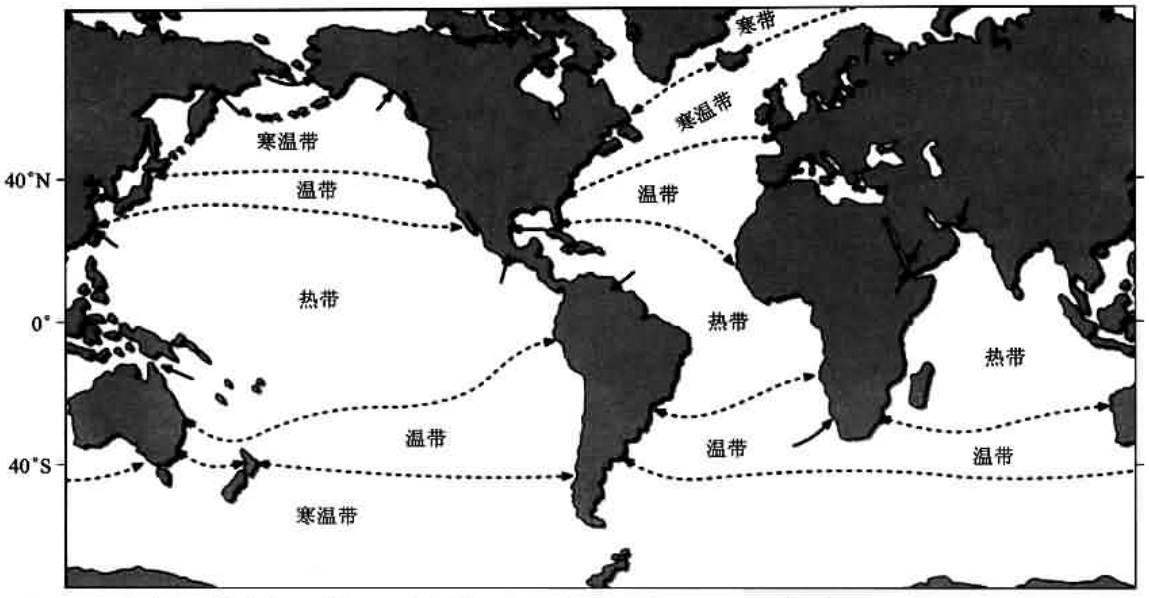


图12.9 在浅海群落中主要动物区系变化的位置，由小箭头表示，和它们与表面有不同水温度的区域之间的界线的关系。（依 van der Spoel & Heyman[52]）

如同期望的那样，这些动物区系变化的位置清晰性依引起它们的环境变化的迅速性而不同。例如，洋流的来源改变引起的海水温度的变化不可避免地扩散到相当大范围的海岸线，并且动物区系的变化因此相似地是逐渐的。一个这种变化正好发生在南加利福尼亚圣巴巴拉（Santa Barbara）的北面，在那里肯塞普申角（Point Coception）向西，并且引导指向南面的加利福尼亚寒流离开海岸。因此，它被认为是沿岸动物区系的寒温带区和暖温带区之间的过渡的点。然而，即使它看起来是地理上似乎比较可能的，新近的种系地理学研究[23]没能找到任何类群在这个点位置上是遗传种群断裂的，这可能是要紧的。

在一些其他区域，相邻动物区系之间的界限点甚至还不大确定。例如，非洲南部的西海岸的多个部分都沐浴着来自北方的热带的水，而其他部分接受来自南方的比较寒冷的水。结果，从南纬14°的圣塔马尔塔角（Cape Santa Marta）到南纬18°30′的弗里乌角（Cape Frio）——480 km（300英里）左右的一个距离，有表面水的温度的变化。水母、多毛类蠕虫、软体动物、甲壳动物和近岸鱼类的动物区系的研究表明，存在许多动物区系变化点，因此布里格斯感觉不可能决定任何一个可靠位置。然而，我们不能指望总是会有我们能够有信心在地图上划线的一个方便的点。不同的类群有不同的生理学，往往会表明稍微不同的动物区系过渡点，即使它们是全都面对环境条件的相同变化顺序（条件本身也可能一年与一年稍微不同）。在变化着的水之内寻求恒定是没有结果的。

在另一个极端，界定最好的动物区系变化点之一位于红海的入口，它仅约 32 km（20 英里）宽，并且也被仅仅深 125 m 的一条浅的岩床部分地封锁。在这一地理阻限之外，有一个生态变化。因为红海的水在干燥的气候中蒸发，并且没有任何显著的淡水从陆地注入，所以红海通常是咸的。结果，它的动物区系中有颇大的特有性：珊瑚为 25%、甲壳类为 33%、头足类为 50%、棘皮动物为 15%、鱼类为 17%。

在浅水动物区系的性质上的一种不同类型的骤变，是在海底沉积物的性质有一个变化的地方。例如，当人们沿着南美洲的北部海岸线旅行，在委内瑞拉的奥里诺科河的三角洲有一种生态过渡。从这里往东，几乎到巴西的东北角，大陆架的海底覆盖了巨大热带河流带来的淤泥，河流的淡水也大大地减少了浅海的水盐度。对三角洲以西的加勒比海，如此具有表征性的珊瑚礁是没有的，也没有与它们相关联的鱼类区系，它被诸如海鲇科和石首鱼科的类群取代。

岛屿的海岸动物区系

虽然大多数海岸动物区系位于大陆架的边缘，或者在大陆架的岛屿上，其他的也有发现围绕着孤立的海洋岛屿边缘的。这些大多数位于火山岛弧或者由海沟或热点的活动造成的岛链的周围（见第 152～153 页），并且它们大多数是在太平洋中。如同人们可能预期的那样，这些孤立的动物区系显示一种高度的特有性：Springer[24]研究了来自这些孤立的太平洋岛屿的属于 111 个科的 179 个海岸鱼类物种的分布格局。他计算了它们的 20%是该地区特有的，并且大多数是一个单独的岛屿特有的。他注意到随着人们从东面离开海岸进入太平洋深处，软骨板鳃鱼类从动物区系名录中消失（大概因为它们缺少为硬骨鱼类提供浮力的鳔）。也许更为惊人的是，他发现随着人们从西面进入深海，类元的数量急剧减少，提示海岸鱼类发现这些空旷荒凉的水几乎是如同陆地动、植物的阻限那样难以克服的。看看夏威夷岛链的海岸鱼类的研究，是否呈示一种类似于该群岛的昆虫和植物的关系格局（见第 177 页），在那种格局中比较年轻的岛屿的动物区系大多衍生自比较古老的岛屿的动物区系，那将是有趣的。

大陆架动物区系之间的越洋联系和阻限

虽然海流有潜力把大陆架生物的幼体从一个大洋的一侧携带到另一侧，许多幼体因为生活的时间如此短暂；以致大陆架动物区系之间的东一西联系的例子比较少。一个辽阔的没有岛屿的大洋因此起十分有效的阻限作用；东太平洋被埃克曼称为“东太平洋阻限”，是一个很好的例子。或者在夏威夷群岛或者在太平洋暖温带地区东端的墨西哥和秘鲁之间发现的海岸鱼类中，只有 6%是两处都见到的。相似地，Ekman[15]证明，在印度洋一西太平洋发现的棘皮动物的 240 个物种的 2%和 11 或 12 个属的 14%，是成功到达美洲的西海岸的。（属的较大成功是因为一个新的类元首先作为一个新物种出现。只是后来，如果到亲缘的或足够新的物种出现时过了足够时间，那么新颖性的水平达到足够我们识别一个新的属。因此属比各别的物种古老，因此有比较长的时间去穿越阻限。）

东太平洋阻限的古老由夏威夷大学的理查德·格雷格（Richard Grigg）和理查德·海伊（Richard Hey）证明[25]，他们研究了化石和现生的珊瑚属的动物地理学亲缘。他们发现，东

太平洋的珊瑚属与西大西洋的珊瑚属关系比与西太平洋的珊瑚属关系密切。这甚至对生活在早在白垩纪巴拿马地峡形成以前的珊瑚也成立（图9.13），证明在阻止穿越太平洋的散布上，阻限早到那时也是有效的。大陆架动物区系也提供关于大西洋逐渐变宽的证据。自早侏罗纪以来在北大西洋两边的大陆架动物区系相似性程度的计算，使用动物区系相似性系数（见图9.8的解说），表明它们的相似性随着它们被变宽的大洋逐渐分隔而渐渐减少[26]。

大约300万年前巴拿马地峡在西大西洋和东太平洋之间形成，提供在新的陆地联系的每一侧的大陆架动物区系中分替进化的一个良好例子。在该地区的约1 000种海岸鱼类中仅有大约一打仍然显得是同一的，但是海洋无脊椎动物进化成新种似乎比较缓慢：该地区2.3%的棘皮动物物种、6.5%的磁蟹科螃蟹物种和10.8%的海绵物种在地峡的东、西两边海岸发现[21]。大西洋的深水形成非洲热带和南美洲热带之间的大陆架生物散布的一个相似的中大西洋阻限。然而，因为大西洋比太平洋窄，这个阻限不大有效，因此在大洋的两边都见到大多数类群中一个比较大比例的物种。例如，在海岸鱼类中，在西面大陆架大约有900个物种，而在东面的大陆架大约434种；在这个总数中，大约120种（9%）是两个动物区系共同的[21]。这些散布的大多数看来是从南美洲到非洲，或许因为南美洲的大陆架动物区系丰富度比较大，在物种数量和个体数量两方面，使得它们在散布上会更可能成功。虽然表面的南赤道海流向西流，但是这些移居者可能利用了比较深的赤道潜流，它在相反方向流动。

在大陆架动物区系之间出现了新的联系，例子是在北冰洋和北太平洋之间大约350万年前在白令海峡的浸没之后发生的联系。这导致冷水物种的交流，其中大多数（125个物种）从太平洋往北冰洋流域散布（在这种情况下，在海流流动的方向上），只有16个物种在相反的方向上散布[27]。

在地中海和红海之间的苏伊士运河在1869年完成，提供了两个海洋动物区系之间联系的一个新近得多的例子。它已被称为莱塞普交流（Lessepsian exchange），以负责运河修建的法国企业家弗迪南·德·莱塞普（Ferdinand de Lesseps）命名。这个交流是非常不平衡的，因为虽然50个物种的鱼类、40个物种的软体动物和20个物种的甲壳动物从红海拓殖到了地中海，但是做逆向旅行的物种却不多，这提出一个有关这种差异的原因的有趣问题[28,29]。虽然两个海都小，并且几乎是陆封的，但是它们的动物区系有一个重要差别。地中海的动物区系是派生自寒冷的北冰洋的比较有限的动物区系，而红海的动物区系是派生自印度洋的丰富的热带动物区系，因此比较好地适合于拓殖东地中海的温暖的浅水。此外，生活在红海北端的物种业已栖息在浅的、砂质或淤泥的和异常咸的环境。因此，更适合于在浅的、超咸的潮泊中生存，为了到达地中海它们不得不通过这些潮泊。

陆架海的纬度格局

随着人们从热带离开，海洋生物表现出多样性普遍减少的纬度趋势。然而，那大多是由于珊瑚礁的分布，在浅海中珊瑚礁有一种与别处不平行的动物区系多样性。他们的分布集中在热带（见下文），因而严重扭曲基础格局。此外，Crame的新近工作[30]证明南极洲和亚南极大陆架动物区系远比以前想的丰富（和古老），现在必须进一步强调这种格局和它的意义。（关于多样性的纬度格局的一般讨论，见第43－45页。）

许多海洋生物也提供称为两极分布（又叫反热带分布或缺热带分布）现象的例子。这个术语通常描述的现象是有亲缘的生物见于北半球和南半球两者的温带或极地环境，但是不见于中间的赤道地区。不论这种格局的陆生例子可能是什么原因，它在海洋动物区系中的出现促使了特殊的海洋机制的提议。查理·达尔文提出，在冰川时代赤道的水变冷容许这些属通过现在再度太热不适合它们居住的水。布赖恩·怀特（Brian White）[31]论证了早新生代比较高的温度使得这些属不能在赤道的水中生活，因此它们现在表现在这个带两侧的孑遗分布。这受到戈登·豪斯（Gordon Howes）在他的鳕鱼科鱼类的生物地理学的有用分析[32]的支持。可是另一种解释是杰克·布里格斯的解释[33]，他把它与他的印度洋－西太平洋地区是进化起源中心的理论（见下）联系起来，并且提出两极的属在赤道地区因为来自在那里新进化了的属的竞争变得绝灭。或许最简单的建议是，生活在赤道两边的冷水中的生物有能力通过比较大的深度的比较冷的水在它底下散布。（参见赤道沉浸原理，见第 308－309 页）[34]。新近的例子是在格陵兰外面捕获南极鱼亚目鱼类[35]。南极鱼科的鱼类正常情况下局限于南半球的冷水，而这个孤独的事例必定旅行了至少 10000 km（6200 英里），沉浸在 500～1000 m（1600～5000 英尺）的深度，保持在它正常喜爱的温度范围里。有些浮游生物物种精确表明这种永久分布格局。例如，毛颚动物 *Eukrohnia humata* 是惟一在高于 60°的纬度的靠近表面的水里发现的，而在那些纬度之间，表面水是比较温暖的，它只见于大约 1000 m 的深度。

在他的这个论题的评述中，Crame[36]指出大多数理论作了两个假设：第一，这些格局起源于至少 500 万年前，并且可能是与冰川时代的气候变化有关的，第二，作为散布而非分替的结果，两个新分离的类元达到这种格局（见第 342 页）。海洋甲壳类有良好的化石记录，延续了超过 2 亿 4500 万年，Crame 集中在它们的分布上，鉴定了两极分布的三个主要时期。第一个是在侏罗纪－白垩纪，并且似乎是由联合古陆的破裂引起的分替造成的。第二个是渐新世－中新世；这可能是由那时的温度变冷引起的分替造成的，变冷容许温带类元穿越赤道扩散，当温度再次升高时只能在那里变得绝灭。第三个是在上新世－更新世冰川时代，它和巴拿马地峡的封闭一起造成在太平洋和大西洋两者日益变冷和沿赤道的辐散带上涌，使得温带种类从一个半球散布到另一个半球。随着我们对陆地和海洋两者的过去气候变化格局的了解逐渐增加，是可能深入了解两极分布问题的。

珊 瑚 礁

因为许多理由，珊瑚提供海洋生物地理学的迷人的和独特的方面。它们是地球上最复杂和多样的环境之一，它们在性质上是可明确界定的，分布的限制可由它们的生物学基本方面简单地解释。在分类学和环境方面比海洋别处简单时，它们因此为海洋格局能够解释的程度提供一个良好例子。另一方面，它们的多样性格局的阐释提出根本的问题。最后，因为它们在化石记录中是容易识别的，历史生物地理学能对我们了解珊瑚的分布格局比对海洋生物地理学的大多数其他方面贡献多。两本新近的书，澳大利亚海洋生物学家查利·弗隆（Charlie Veron）的一本[37]，和美国人查尔斯·伯克兰（Charles Birkland）编写的另一本[38]，论述了珊瑚的生物学和历史（虽然弗隆的珊瑚进化的理论是有争论的[39]）。

珊瑚礁提供一个复杂的、三维的环境，那是其他海洋生物的巨大多样性之家[40]。它们组

成已知地球上每平方米脊椎动物物种的最大多样性。迄今已经描述珊瑚礁居住的生物35 000～60 000个不同物种，并且这大概仅是总数量的一部分——在1950—1994年间，从印度洋中科科斯（基灵）群岛（Cocos (Keeling) Islands）知道的鱼类、软体动物、棘皮动物和珊瑚的物种数变成了原来的3倍。虽然它们只占印度洋面积的1%，但是它们包括它的物种的25%，至少包括4 000个鱼类物种，几乎海洋鱼类物种总数的1/3。

形成礁的珊瑚的类型称为两型珊瑚，它们是动物－植物共生的壮观的例子，动物是叫做珊瑚虫的群体生物，其中个体或者个员类似于细小的海葵并以浮游动物为食。礁起因于这些珊瑚虫分泌一种基础的碳酸钙骨骼的活动，各别的水螅体附着于骨骼，并且与它的邻居的骨骼是连续的。植物是一个类型的绿藻，叫做虫黄藻，它们生活在水螅体的组织内。

珊瑚的生物学把它们的分布限制在养分水平、温度和光的特殊环境里。由于它们的区域养分水平如此低，以致来自自由生活的绿藻或浮游植物的初级生产力太少，不足以为一个多样生态系统提供基础。珊瑚可以在这样的环境里繁盛，因为它们的虫黄藻生活在水螅体内，那里养分水平是高的。在其他两个因子中，温度比光重要，如同有的珊瑚能够在比较深的水里生长，那里海面最低温度至少18℃，最高温度30～34℃维持长久时期（图12.10）。结果相对多样的珊瑚礁集群见于远到大约北纬和南纬的30°，有极值在日本北纬35°、在豪勋爵岛北纬32°和在百慕大北纬32°，但是大多数是见于温度绝不下降到20℃以下的纬度带以内。两型珊瑚也不能在显著沉积的地方繁盛，因为这阻碍对它们的光合作用的藻类生死攸关的光。

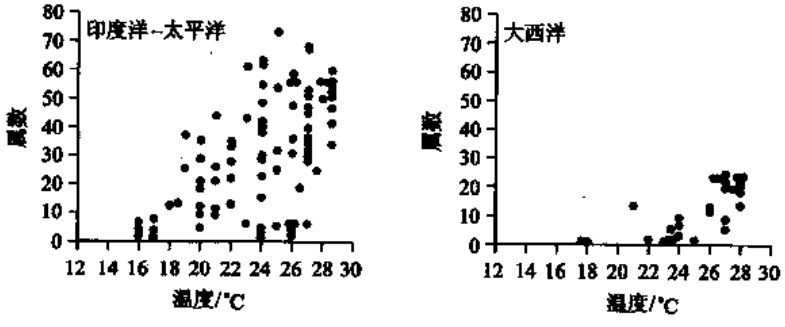
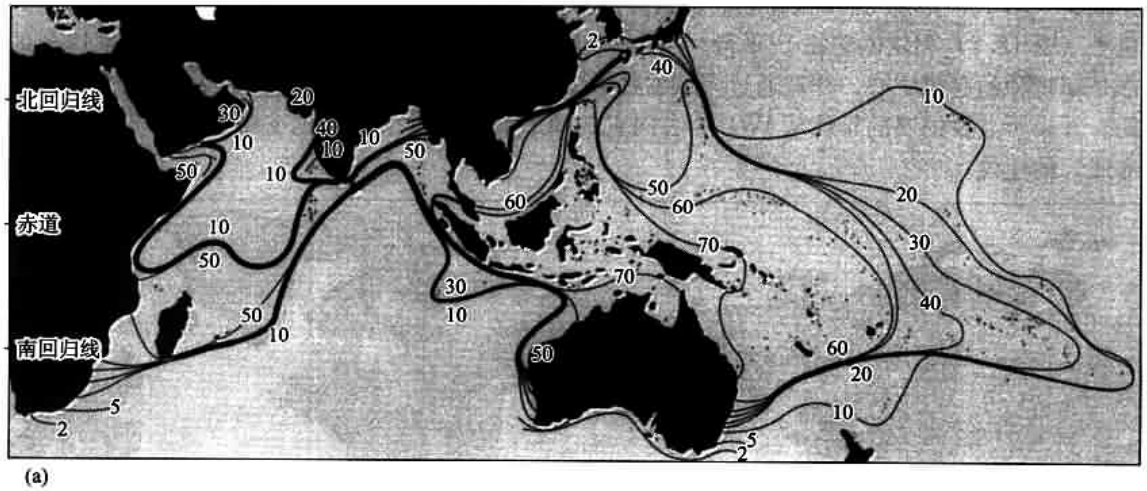


图12.10 在印度洋－太平洋和大西洋中不同的平均年海面温度下珊瑚的属数量
（自Rosen[53]，经© John Wiley & Sons Limited许可复制）

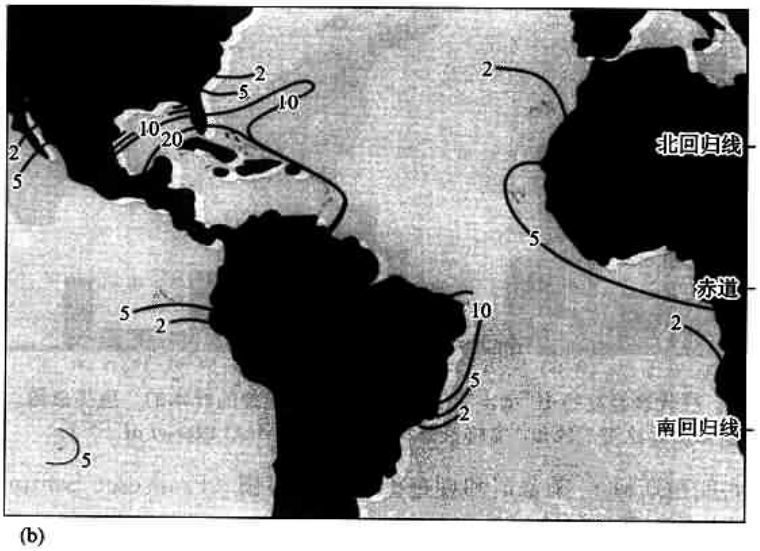
许多珊瑚礁生物有浮游的幼体，并且一般认为，如果有合理的寿命和流速，这些幼体会容易地散布过好几百千米的距离。然而，一组美国海洋生态学家的一篇新近的论文[41]提出我们可能需要重新考虑这些假设。他们使用分子技术，检查了采自印度尼西亚群岛的11个珊瑚礁系统的锚龙虾属（*Haptosquilla*）一种龙虾的种群遗传结构，在那里爪哇海和弗洛勒斯海位于加里曼丹和苏拉威西的北面群岛和苏门答腊、爪哇和比较小的岛屿向东一线的南面群岛之间（图9.10）。龙虾的浮游幼体生活4～6周，并且因为海流在这个地区是强有力的，所以假定了它们是能容易地散布至少600 km。然而，令人惊奇的是，这些研究表明，在爪哇—弗洛勒斯海以南的龙虾种群和位于以北的龙虾种群之间的明显的遗传中断。

在全球范围，珊瑚的生物地理学表现出十分有趣的格局（图12.1），涉及多样性按纬度和经度两者变化，这由美国海洋生物学家古斯塔夫·佩莱（Gustaf Paylay）[42]论述。最显著的特征之

一是，与大洋西端比较，东端比较贫乏。对此有若干不同的理由，一个主要影响是海流的格局，因为寒冷的、养分丰富的水沿着大洋的东缘上涌（图 12.3 和图 12.4），在那些地区妨碍珊瑚的生长。此外，温暖的赤道海流大部分是向西的；当它们到达大陆的边缘，它们分别向南和北，将温暖的水带到高纬度。另一个有帮助的因子是，大多数珊瑚礁所在的大陆架，沿着非洲和美洲的西缘比沿着亚洲的东缘和加勒比海狭窄得多。然而不是所有的珊瑚礁生长在大陆架上；有的围绕火山岛的边缘生长。因为这些在太平洋的比较古老的西部最普遍，所以这对那个地区的比较大的珊瑚礁面积提供另一个增量。作为所有这些因子的结果，珊瑚礁的面积的 85%位于印度洋－太平洋，而 15%在大西洋。相似地，东太平洋的珊瑚礁只有几米厚，而印度洋和西太平洋（布里格斯的印度洋－西太平洋或者 IWP 区，图 12.11a）的那些厚达 1 km 以上。



(a)



(b)

图 12.11　结合在（a）印度洋－西太平洋区和（b）东太平洋、西大西洋和东大西洋区的所有的属的分布区，相对于赤道和热带的珊瑚的属的多样性的等值线。等值线表示那些区作为整体的最大的属多样性；在那些区的遥远的或小的区域可能有比较低的多样性。（依 Veron[37]）

一个不同的因子引起珊瑚礁沿着南美洲的热带北部海岸线的分布间断。赤道大西洋的西风带给位于热带南美洲的低洼河系带来大雨，它们通过大河流回海里（见上文，第315页）；海水被这些淡水稀释，巨量沉积物排放到海底，使得这个海岸区域不利于珊瑚生长。这个现象的影响新近因亚马孙河流域的森林滥伐而加重了，这已造成大河的水甚至带有更多沉积物，并且有浓度增加的养分，而中美洲的森林火灾新近对加勒比海的毗邻部分的珊瑚有相似影响。

那么，大部分珊瑚见于IWP区。在这个区域之内，存在分明的属水平多样性的纬度梯度（图12.11a）。然而，要区分在这方面温度和珊瑚礁面积的作用是困难的，因为两者都在印度尼西亚的岛屿丰富的赤道区域最大，并且在该区域南北都下降。

更为有趣的是它们的多样性上相似的经度多样性，它随着从印度尼西亚向东或者向西移动而减少（图12.11a）。这不仅在它们的物种的多样性格局上，而且在许多其他珊瑚礁生物比如鱼类（图12.2）和软体动物[42]平行。杰克·布里格斯[43,44]提出，要是自晚中新世以来这个区都是新物种的起源中心，往往通过同域物种形成，然后逐渐散布出去的话，那就解释了这种格局。看来所涉及的属的年代从IWP中心向它的周边减少，这个事实也支持这种“离心的物种形成”的建议。

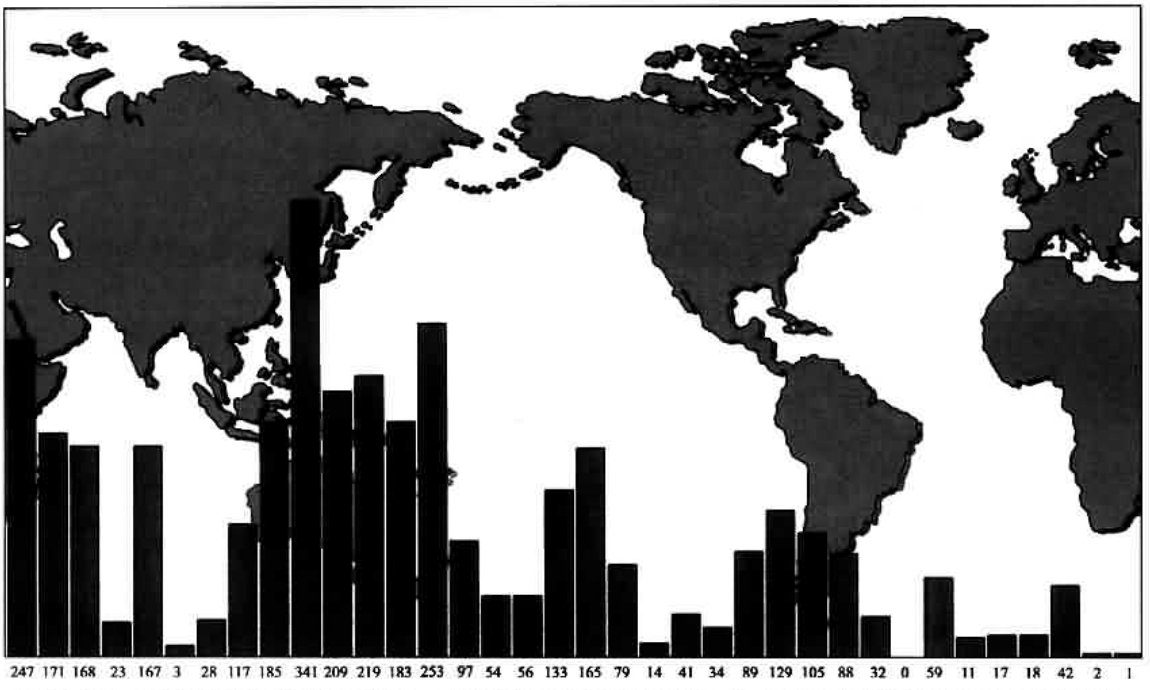


图12.12 鱼类物种丰富度的经向梯度。柱代表经度每10°宽出现的（来自799个物种的样本的）鱼类总数。注意在包括有许多珊瑚礁的西印度群岛和加勒比海的纬度* 多样性怎样增加。（依McAlister *et al.*[54]）

然而，加拿大海洋动物学家弗朗西斯科·桑蒂尼和理查德·温特博顿（Francesco Santini & Richard Winterbottom）[45]得到十分不同的结论。他们使用了俭约分析，根据属于珊瑚礁鱼类、珊瑚和软体动物的10个世系的17个属的分布的分支分析，并且然后将这些转换成类元-

* 原文如此。西印度群岛疑为东印度群岛（印度尼西亚群岛）之误；纬度为经度之误——译注。

区域分支图（见第 347 页）。结果提示，大多数世系起源在西印度洋、澳大利亚或者西南太平洋，并且只是后来在印度尼西亚地区辐合了，或者通过生物散布，或者通过板块构造运动。该地区的多样性也受到它的地质历史的促进，以火山活动和海平面变化（那会导致每次海平面上升时比较大的岛屿的破碎化）为新的特有类元的出现提供许多机会。

已经提出其他许多建议，比如 Jokiel 和 Martinelli 的建议，构建了一个等间距岛屿网格的动物区系命运的数学模型，放在与今天在太平洋见到的格局相似的表面流格局中。这个模型最终产生一种多样性格局，非常相似于我们今天看到的，在赤道的纬度上向大洋的西侧严重地倾斜。Ormond 和 Roberts[47]通过在可利用的珊瑚礁面积的格局上因子化，补充了这种方法，并且评论说，结果表明单是这两个因子可以说明物种丰富度的经向变异的 90%。（这个简单的格局产生了如此许多不同的解释，是有趣的和有教益的！）

珊瑚生物地理学的另一个方面，是 IWP、西大西洋和东大西洋的珊瑚动物区系之间的关系的格局（图 12.11）。虽然东太平洋的沿岸海生类群的大部分是高度多样性的，在物种水平是该地区特有的，并且与巴拿马地峡的东边的生物区系是密切有关的，但是珊瑚礁生物区系表明一种十分不同的格局。它不如 IWP 的珊瑚礁生物区系多样得多，但是与它密切有关——东太平洋珊瑚的全部属和超过 90%的物种是与 IWP 共同的。在珊瑚上的这种关系格局，是东太平洋的许多珊瑚类元在巴拿马地峡封闭以后丧失、继之以珊瑚的一些类元从 IWP 散布到东太平洋的结果。

东太平洋、西大西洋和东大西洋的珊瑚动物区系和它们的相互关系，受到大陆移动的巨大影响，大陆移动在新生代封闭了非洲和欧洲之间的水道（图 9.9）。在晚渐新世，大约 2 500 万年前，非洲没有与欧洲相遇，并且南美洲仍然与北美洲分开，因此热带的水从印度洋的西端延伸到东太平洋。结果，南、北美洲之间的原加勒比海间隙的珊瑚动物区系有 25 个属与地中海水道的共同；4 个属是原加勒比海特有的，而 9 个是地中海特有的。但是大约 1 200 万年前地中海水道封闭，接着大约 300 万年前巴拿马地峡形成，引起这整片热带水环境的重大变化，以及东太平洋从加勒比海动物区系的分离。许多属在西大西洋变得绝灭，但是这些属的大部分仍然在 IWP 区发现。在现在分隔的区域的每一个里也都有了新类元的进化，进一步减少它们的珊瑚动物区系的相似性。IWP 区的和西大西洋的珊瑚现在大相不同；它们的合计总数为 107 个属，只有 8 个见于双方，并且它们没有任何虫黄藻物种共同。相似地，东太平洋的属只有三分之一与在巴拿马地峡另一边的加勒比海区共有，而物种没有一个共有。东大西洋的珊瑚动物区系也在地中海水道封闭以后惨遭绝灭之害，丧失它 85%左右的珊瑚属，但是长距离散布已导致与加勒比海区交流一些类元。

摘　要

1. 海洋生物生存的物理条件与陆生生物的物理条件有深刻的不同。所有的海洋是连在一起的，明显的阻限不多，并且温度、光照强度和养分可利用性不同的带的垂直划分是极端重要的。不过，海洋生物地理学与陆地生物地理学是基本上相似的，这正在清楚起来，虽然单位之间的界限是较为渐进的，并且它们的位置是不固定的。

2. 主要的再分是在深海界和浅海界之间。

3. 在深海界中，表面的水是分成生物群落和省的，它们在生态学上不同。这些之间最重要的不同涉及浮游植物生产上是否有季节性“水华”，什么时候有。

4. 深海海底由令人惊奇的生物多样性占据，并且仍然在进行着研究，试图确定这个的原因和它们显示的生物地理学格局。

5. 洋中脊的水热喷口的动物区系是独特的，因为它们是以细菌为基础的，细菌从自地球的内部冒出的炽热岩石中含有的化合物吸取能量。生物在这些彼此遥远隔离的喷口之间散布，提出有趣的生物地理学问题。

6. 浅海界的单位比深海界的单位要小得多，因为它们取决于局部的陆地、河流、海底、潮汐和海洋流的表征。沿着大陆边缘有一些地方，在那里相邻的区域之间看来似乎有动物区系的中断。它们相似的温度把大洋两边的浅海动物区系联合成纬度带，但是这些带的两边之间的散布是大受辽阔的、无岛屿的连绵大洋妨碍的。

7. 珊瑚礁提供海洋内最多样的环境和海洋多样性梯度最清楚的事例，但是这些格局似乎有比较新近的起源。

扩充读物

Angel MV, ed. Reports of the Scientific Committee on Oceanic Research. 1, The ecology of the deep-sea floor. 2, Pelagic biogeography. *Prog Oceanogr* 1994; 34: 79-284.

Gage JD, Taylor PA. *Deep Sea Biology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1991.

Nybakken JW. *Marine Biology. An Ecological Approach*, 4th edn. Menlo Park, CA: Addison Wesley Longman, 1997.

Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity. Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997.

参考文献

1 Grassle JF, Maciolek NJ. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am Naturalist* 1992; 139: 313-41.

2 Pierrot-Bults AC. Biological diversity in oceanic macrozooplankton: more than merely counting species. In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997: 69-93.

3 Gibbs RH. The stomioid fish genus *Eustomias* and the oceanic species concept. In: *Pelagic Biogeography*. UNESCO Technical Papers in Marine Science no. 49. UNESCO, 1985: 98-103.

4 Moser M, Hsieh J. Biological tags for stock separation in Pacific herring *Clupea harengus pallasi* in California. *J Parasitol* 1992; 78: 54-60.

5 Grant WS, Leslie RW. Inter-ocean dispersal is an important mechanism in the zoogeography of hakes (Pisces: *Merluccius* spp.). *J Biogeogr* 2001; 28: 699-721.

6 Angel MV. Spatial distribution of marine organisms: patterns and processes. In: Edwards PJR, May NR, Webb NR, eds. *Large Scale Ecology and Conservation Biology*. British Ecological Society Symposium no. 35. Oxford: Blackwell Science, 1994: 59-109.

7 Angel MV. Pelagic biodiversity, In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997: 35-68.

8 Stuiver M, Quay PD, Ostlund HG. Abyssal water carbon-14 distribution and ages of the world's oceans. *Science* 1983; 139: 572-6.

9 Tyrrell T. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature* 1999; 400: 525-31

10 Rutherford S, D' Hondt S, Prell W. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature* 1999; 400: 749-53.

11 Longhurst A. *Ecological Geography of the Sea*. London and New York: Academic Press, 1998.

12 Martin JH, Fitzwater SE, Gordon RM. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochem Cycles* 1990; 4: 5-12.

13 White BN. Vicariance biogeography of the open-ocean Pacific. *Prog Oceanogr* 1994; 34: 257-82.

14 McGowan JA. The biogeography of pelagic ecosystems. In: *Pelagic Biogeography*. UNESCO Technical Papers in Marine Science no. 49. UNESCO, 1985: 191-200.

15 Ekman S. *Zoogeography of the Sea*. London: Sidgwick &Jackson, 1953.

16 Rex MA, Etter RJ, Stuart CT. Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos. In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997: 94-121.

17 Etter RJ, Grassle JF. Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature* 1992; 360: 576-8.

18 Grassle JF. Deep sea benthic diversity. *Bioscience* 1991; 41: 464-9.

19 Tsurumi M. Diversity at hydrothermal vents. *Global Ecol Biogeogr* 2003; 12: 181-90.

20 Tunnicliffe V, Fowler MR. Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. *Nature* 1996; 379: 531-3.

21 Briggs JC. *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill, 1974.

22 Briggs JC. *Global Biogeography*. Amsterdam: Elsevier, 1995.

23 Dawson MN. Phylogeography in coastal marine animals: a solution from California? *J Biogeog* 2001; 28: 723-36.

24 Springer VG. Pacific plate biogeography, with special reference to shore fishes. *Smithsonian Contrib Zool* 1982; 367: 1-182.

25 Grigg R, Hey R. Paleoceanography of the tropical Eastern Pacific Ocean. *Science* 1992; 255: 172-8.

26 Fallaw WC. Trans-North Atlantic similarity among Mesozoic and Cenozoic invertebrates correlated with widening of the ocean basin. *Geology* 1979; 7: 398-400.

27 Vermeij GJ. Anatomy of an invasion: the trans-Arctic exchange. *Paleobiology* 1991; 17: 281-307.

28 Por FD. *Lessepsian Migration: The Influx of the Red Sea Biota into the Mediterranan by Way of the Suez Canal*. Ecological Studies no. 23. Berlin: Springer-Verlag, 1978.

29 Golani D. The sandy shore of the Red Sea-launching pad for the Lessepsian (Suez Canal) migrant fish colonizers of the eastern Mediterranean. *J Biogeogr* 1993; 20: 579-85.

30 Crame JA. An evolutionary framework for the polar regions. *J Biogeogr* 1997; 24: 1-9.

31 White BN. The isthmian link, antitropicality and American biogeography: distributional history of the Atherinopsidae (Pisces; Atherinidae) . *Syst Zool* 1986; 35: 176-94.

32 Howes GJ. Biogeography of gadoid fishes. *J Biogeogr* 1991; 18: 595-622.

33 Briggs JC. Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean. *Syst Zool* 1987; 36: 237-47.

34 Boltovskoy D. The sedimentary record of pelagic biogeography. *Prog Oceanogr* 1994; 34: 135-60.

35 Møller PR, Nielsen JG, Fossen I. Patagonian toothfish found off Greenland. *Nature London* 2003; 421: 599.

36 Crame JA. Bipolar molluscs and their evolutionary implications. *J Biogeogr* 1993; 20: 145-61.

37 Veron JEN. *Corals in Space and Time*. Sydney: University of New South Wales Press, 1995.

38 Birkeland C, ed. *Life and Death of Coral Reefs*. New York: Chapman & Hall, 1997.

39 Paulay G. Circulating theories of coral biogeography. *J Biogeogr* 1996; 23: 279-82.

40 Kohn AJ. Why are coral reef communities so diverse? In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997: 201-15.

41 Barber PH, Palumbi SR, Erdmann MV, Moosa MK. A marine Wallace's line? *Nature London* 2000; 406: 692-3.

42 Paulay G. Diversity and distribution of reef organisms. In: Birkeland C, ed. *Life and Death of Coral Reefs*. New York: Chapman & Hall, 1997: 298-353.

43 Briggs JC. Extinction and replacement in the Indo-West Pacific Ocean. *J Biogeogr* 1999; 26: 777-83.

44 Briggs JC. Centrifugal speciation and centres of origin. *J Biogeogr* 2000; 27: 1183-8.

45 Santini F, Winterbottom R. Historical biogeography of Indo-western Pacific coralreef biota: is the Indonesian region a centre of origin? *J Biogeogr* 2002; 29: 189-205.

46 Jokiel P, Martinelli FJ. The vortex model of coral reef biogeography. *J Biogeogr* 1992; 19: 449-58.

47 Ormond RFG, Roberts CM. The biodiversity of coral reef fishes. In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV, eds. *Marine Biodiversity Patterns and Processes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997: 216-57.

48 Levitus S, Conkright ME, Reid JL, Najjar RG, Mantyla A. Distribution of nitrate, phosphate and silicate in the world oceans. *Prog Oceanogr* 1993; 31: 245-74.

49 Berger WH. Global maps of ocean productivity. In: Berger WH, Smetacek VS, Wefer G, eds. *Productivity of the Ocean: Past and Present*. London: John Wiley & Sons, 1989: 429-55.

50 Scheltema RS. Planktonic and non-planktonic development among prosobranch gastropods and its relationships to the geographic ranges of species. In: Rylands JS, Tyler PA, eds. *Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms*. 23rd European Marine Biology Symposium, Fredensburg, 1989. Denmark: Olsen & Olsen, 1989.

51 Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol Rev* 1950; 25: 1-45.

52 van der Spoel S, Heyman RP. *A Comparative Atlas of Zooplankton: Biological Patterns in the Oceans*. Utrecht: Bunge, 1983.

53 Rosen BR. Reef coral biogeography and climate through the late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands. *Spec Issue Geol J* 1984; 11: 201-62.

54 McAllister DE, Schueler FW, Roberts CM, Hawkins JP. Mapping and GIS analysis of the global distribution of coral reef fishes on an equal-area grid. In: Miller R, ed. *Advances in Mapping the Diversity of Nature*. London: Chapman & Hall, 1994: 155-75.

第 13 章　阐释过去：I. 分子和同位素生物地理学

生物地理学涉及生物类群的分布格局。这有两个不同的方面：单独一个类元的分布区域和这个类元与其他有关的类元做比较而显现的格局。在每种情况下，必不可少的是不仅每个类元是适当界定的，而且每个类元之间的关系是适当确定的。如果我们能有把握地追踪类元的进化发展，那么我们发展关于造成分布格局上差异的因子（包括生物地理学因子）的假说，就能信心比较足。因此，为了揭示它们的进化关系，我们不得不通过比较我们正在研究的不同生物的表征开始。这两章有关阐释过去，前一章涉及可以用来评估分类学关系的性状，而后一章第 14 章涉及能在这种评估中使用的方法。

直到相当晚近，我们用来确定进化关系的性状依然是形态学的，并且在涉及化石的地方，这是可以得到的仅有信息。那些信息有些在分类学上是毫无价值的，比如那些随年龄和食物供应相应变化的和不在遗传控制之下的大小和形状的度量。有时两个生物可以表现相似的表征，但是彼此无关，例如，鸟类和蝙蝠都有翅膀，但是两个类型的翅膀的骨骼是非常不同的。有时两个生物的类似可能远更详细，比如有袋类“袋剑虎”（*Thylacosmilus*）和有胎盘类剑齿虎（*Smilodon*）具有非常相似的头骨，但是它们的骨骼有许多其他细节暴露它们属于十分不同的哺乳动物的世系。因此，分类学家们小心地避开这样的陷阱，力图通过使用尽可能多的不同表征集合去推断可靠的关系。

晚近，可以利用的技术使我们能够避免与形态学特征相连的所有这些困难了。动物和植物的全部复杂构造都按照包含在有机体的细胞中的指令集合发育。这些指令是一种密码形式的。通过直接解读这种密码，分类学家们能够消除许多问题，它们起因于不同物种中出现相似构造，或者环境因子引起有机体的大小和形式的变异。

生物的分子

活的有机体的一个独特的特征是它复制自己、制造它自己的复杂构造的几乎精确的备份的能力。它之所以能够做到这个，是因为它具有叫做脱氧核糖核酸或 DNA 的复杂分子，它由两股相互螺旋缠绕的链组成（图 13.1a），形成一个双螺旋。每一股链由一串叫做核苷酸的分子组成，而且这些核苷酸因碱基的不同正好有 4 个类型，碱基分别是腺嘌呤（A）、胞嘧啶（C）、鸟嘌呤（G）和胸腺嘧啶（T）。一股核苷酸链与双螺旋中相伴的另一股链的核苷酸相连，但是只有 A 和 T 或者 C 和 G 配对（图 13.1b）。

DNA 见于组成动物和植物身体的细胞的核中，而它在核内见于染色体的线状构造中。一个人类细胞的核中有 46 条染色体，它们总共提供大约 10 万个基因。这些基因或个别地或集合地作用，决定有机体的构造和新陈代谢，以及它们的表征从一代到下一代的遗传。DNA 也见于细胞的其他部分，例如（负责呼吸控制的）线粒体中和植物细胞（主要的光合作用过程发生在这里）的叶绿体中。然而，包含在这些细胞器里的 DNA 不涉及细胞生殖。包含它们的细胞

质是完全从母本一边衍生的，因为雄性配子（精子或花粉核）缺乏细胞质组分。

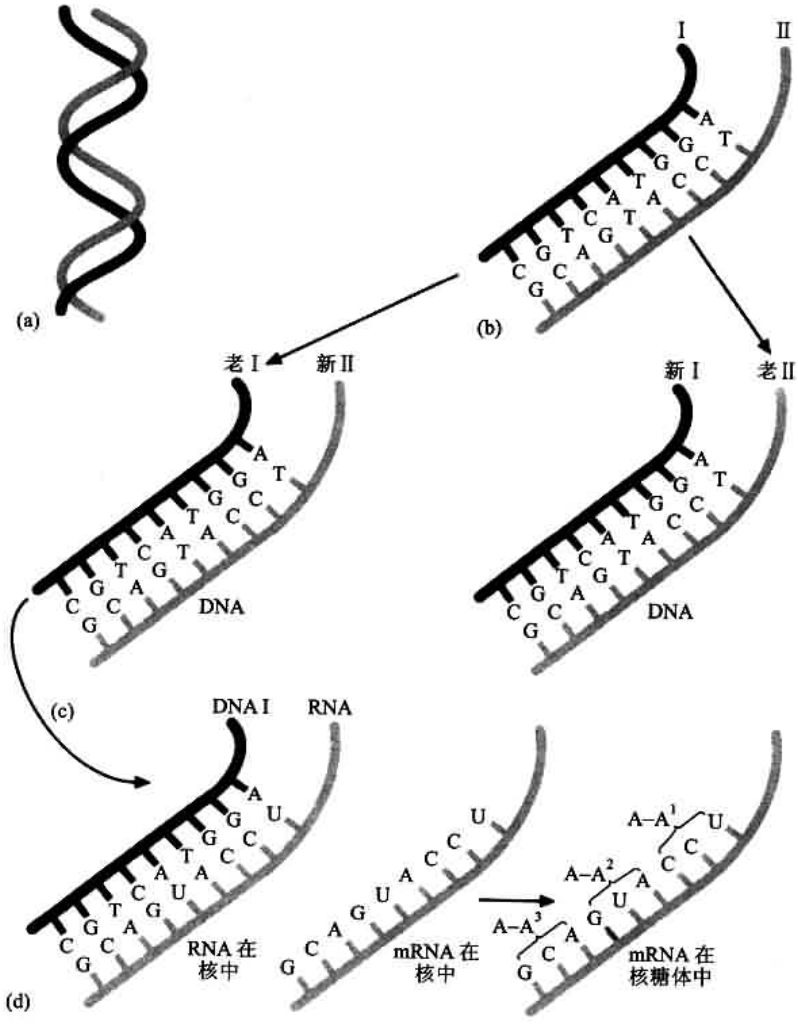


图 13.1　DNA、RNA 和蛋白质的形成。（a）DNA 由一个双螺旋上相互缠绕的两股 DNA 链组成；（b）两股链通过它们的核苷酸相互连通，它们成对结合在一起：A（腺嘌呤）和 T（胸腺嘧啶）或者 C（胞嘧啶）和 G（鸟嘌呤）；（c）在细胞分裂时，两股链分开，并且各进入一个新细胞，它们在新细胞中建造与老的相同的新伙伴；（d）在制造蛋白质时，一条 DNA 链首先建造一条 RNA 链，其中 U（尿嘧啶）取代了 T（胸腺嘧啶），这条 RNA 链本身分离形成 mRNA，并且从细胞核移到细胞质的核糖体中，在那里产生蛋白质。

当一个细胞发生分裂，每一股 DNA 链与另一股 DNA 链分离，而产生的子细胞各接受这两股链的一股。然后在每个新的细胞里 DNA 链形成一股新的相伴链，但是因为独特的 A 和 T、G 和 C 的配对系统，在细胞分裂发生前，新的相伴的每一股都是原来相伴的另一股的相同的精确复份（图 13.1c）。新的细胞是否保持亲本细胞的性质，这种复制的精确性是根本的，而且在有性生殖的过程中特别重要。

然而，在新的伙伴产生之前，那股 DNA 链可以用于产生蛋白质，而蛋白质是以酶的形式

负责控制所有细胞的新陈代谢过程。为了执行这个任务，那股DNA链首先被用做模板以创造新的分子，它与原来相伴的另一股DNA链十分相似，但是有一个非常重要的差别：它的核苷酸含有尿嘧啶（U），代替胸腺嘧啶（T），新的一股链叫做RNA，自身与亲本DNA分离，并且从细胞核出来进入周围的细胞质。这种可动形式的RNA叫做“信使RNA”（mRNA）（图13.1d）。在细胞质内，mRNA进入一种叫做核糖体的构造，在那里制造蛋白质。

蛋白质是由叫做氨基酸的单位组成的大分子。有大约20种普通氨基酸，并且在蛋白质链上的氨基酸的精确序列控制蛋白质的性质。这种排列和序列是由RNA链上的核苷酸序列决定的。有些蛋白质是结构蛋白，尤其在动物中——例如，肌肉组织是由一种叫做肌球蛋白的蛋白质组成的。但是蛋白质最重要的功能是在它们作为催化剂或者酶的活性，它们以此调节和控制所有细胞过程。因此，DNA密码的表达是最终通过酶的活动实现的。

人类DNA的总长包含大约3×10^9个核苷酸。蛋白质往往含有大约100～300个氨基酸，但有的可能含有几千。在大多数情况下，DNA或RNA的复制过程或者从RNA生产蛋白质的过程不会发生错误。然而，错误不时地发生将是不可避免的。这些错误或者突变，可能是致死的。但如果它们不是足够严重到造成细胞死亡，那么变化将可能被保留在这些大分子的结构里。因此，一个单独的有机体的DNA的组成是真正独特的，取决于从它的亲本接受的分子构造，以及在此过程中发生的任何变化。然而，两个个体的关系越密切，它们的DNA外形可能就越相似。

因此，当分类学家想研究或者在一个物种之内、或者在物种之间的有机体之间的关系时，DNA外形是信息的理想来源，那不会被构造的表面类似——比如鸟类和蝙蝠的翅所混淆。在列表表示类元之间的进化关系（种系发生）时，分类学家意图澄清遗传关系，所以最好的途径是直奔基因去要信息。现在可以利用直接研究活的生物的DNA序列的技术，因此可以使用这样的分子方法阐明关系。这些方法应用于化石材料会受到化石化过程中的损坏和DNA的最后丧失的限制，但是我们可以检查现存有机体的DNA，并且评定它们的相似性和差异。

DNA、RNA、酶和种系发生

当DNA测序被用在种系发生构建时，结果往往是出乎意料的。例如，鲸目（鲸、江豚和海豚）的情况，常规的以化石材料的形态学特征为基础的种系发生，把这个很特殊的水生哺乳动物类群靠近有蹄类放，但仍然不同于有蹄类（包括马、鹿、猪、羚羊和骆驼）。它们被认为在大约5 500万年前的始新世从这条哺乳动物发展的路线断开。然而，活的鲸类和有蹄类的DNA的分子分析产生了一幅惊人的图画。尽管它们的生活方式和形态构造（比如后肢的丧失）非常不同，鲸类的DNA序列实际上接近河马，这就把它们放在有蹄类的分类群之内[1]。在进行分子分析时，鲸类不是惟一揭示意外关系的生物类群。对鸟类的相似的工作表明，西半球的鹭与鹳比它们与东半球的鹭关系更为密切[2]。取食尸体腐肉已导致形态特征的趋同，而这种趋同在寻求进化关系时在表面上是容易使人误解的。

很少为种系发生的目的进行完全的DNA序列分析，既因为工作量很大和因此需要的大量时间，也因为所含的信息大部分是所检验的生物全部共同的，对判别的目的价值不大。一个典型的哺乳动物基因组（它的全部可遗传物质的总和）含有大约30亿个核苷酸对，因此完整的

分析分明是超出问题范围的，并且对种系发生研究也完全不必要。通常是选择 DNA 序列的为特定的基因（遗传标记物）编码的特定节段，并且为了有机体之间的详细比较而使用这些。再一次存在要使用的位置选择将影响分析结果的危险，但是如果包括尽可能多的位置，那么将提高所确定的关系的置信度。

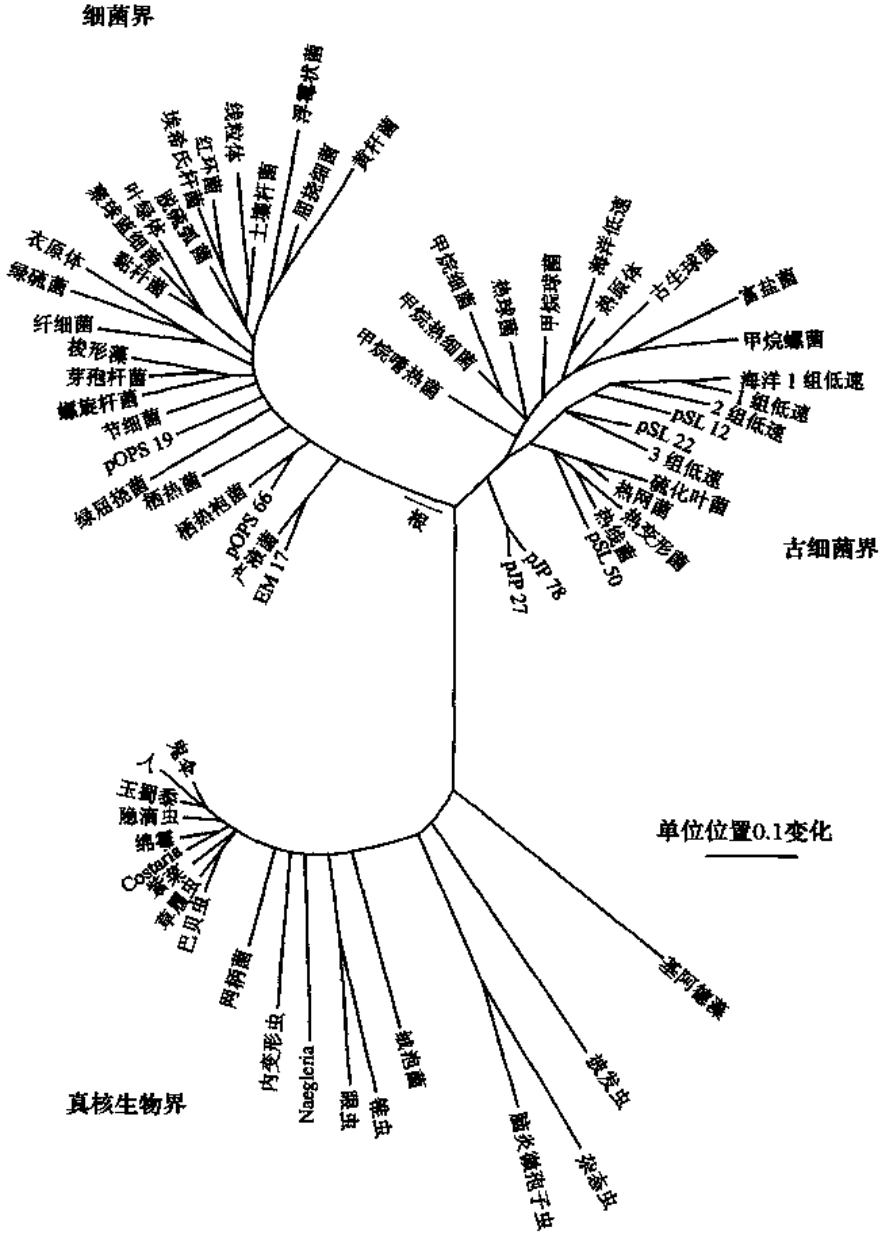


图 13.2　根据 RNA 结构的相似性连接一系列生物的一棵种系发生树，它（依据遗传差距）表明生物的主要多样性是微生物的，并且它分成 3 个主要类群，即古细菌界、细菌界和真核生物界。多细胞生物包括动物、植物和真菌，只见于这些类群的最后者。（自 Pace[3]）

如同我们看到的那样，DNA是包含在细胞的核中，在细胞核中它形成染色体的主要成分，但是它不限于这个位置。DNA也出现在某些细胞器中，如线粒体和植物的叶绿体。这些细胞器含有DNA的事实，证明它们原来是独立的生物，它们在细胞内居住，并且发展了与它们的寄主的一种共生联合。在这些构造中存在核酸，提供了分子信息的一个来源，这些信息不同于主基因组，并且也是以无性繁殖的方式从母系来源遗传的。因此在新的每一代开始时，它是不受制于重组过程的（在重组时一些遗传物质是在父本和母本染色体之间交换的），并且因此是比较稳定的。线粒体DNA（mtDNA）在死的组织中也比核内DNA保存得好，因此在分析来自博物馆收藏的固定的和干的标本上，它已被证明比较有用。因此mtDNA的研究在种系发生研究上变得日益重要。

但是DNA不是能够用在阐明有机体之间关系的分子信息的仅有来源。RNA也是由碱基序列组成，但是它是单链的。许多原始的生物，比如细菌，只有RNA，并且在原始的类群中我们必须到这种分子去寻找有关进化关系的信息。在图13.2中表明的微生物之间的关系是以核糖体RNA的分析和比较为基础的[3]。核酸包含把氨基酸汇集进蛋白质所需的密码，于是在遗传分析和种系发生重建中也能够使用细胞的蛋白质。事实上，使用电泳技术（在电泳时蛋白质在电流的影响下引起不同速率的迁移）的酶研究，自20世纪60年代就已经应用于遗传研究。与核酸的分析比较，这项技术有操作很简单的好处。将所研究的组织解剖出来、搅拌均匀、离心除去固体物质，而留下的液体接受电泳，即一种应用电流的层析。然后特殊的染色可以用来检出研究的蛋白质（酶），因此不需要费力的蛋白质提纯。蛋白质迁移的速率取决于一系列因子，包括氨基酸的排列和它的折叠方式，因为这些影响电荷在分子上的平衡。酶的迁移速率的变化容许变体（叫做等位酶）的检测，它能形成遗传差异研究的基础[4]。

分 子 钟

在种系发生研究上使用分子标记物是根据DNA的结构在时间上发生变化的事实。这些变化是进化的原材料，它们提供有机体能够适应它的环境变化的手段。变化可能作为若干因子的结果发生，其一是DNA链的复制误差。在20世纪60年代晚期，日本遗传学家木村资生（Motoo Kimura）提出一个建议，即在DNA分子中成为长久确立的巨量碱基替代（突变），从适合度的观点看是中性的。换句话说，它们对涉及的有机体既不是有害的，也不是有利的。这意味着进化与突变在相同速率上发生。从种系发生的观点看，这个理论的意义是重要的。它意味着我们可以使用DNA结构上的变化（或者因之蛋白质结构的变化）作为估计进化过程所涉及时期的方法，并因此为种系发生设置了一个时间尺度。在两种生物之间存在的分子差异越多，它们的进化分离在时间上就越久远。指定进化树分枝年代的可能性，对在地图上表示与地理事件比如大陆分离或气候事件比如更新世冰川有关的进化过程是极有帮助的。

在检验木村的理论的早期，经过详细结构分析的蛋白质相对不多。其结构众所周知的蛋白质包括血红蛋白和细胞色素*c*。在核验这些时，它们的确展示一种在时间进程上的稳定的变

化。这为分子进化的中性理论提供了支持。深入的蛋白质和核酸结构的研究揭示了比较复杂的问题。不是所有的 DNA 分子都是为蛋白质生产实际编码的；某些部分是没有功能的，因此在分子这些部分上的任何变化显然将对蛋白质生产或者对有机体的适合度没有任何影响。还有，甚至在基因内也可以发生没有任何作用的变化，因为它们并不造成氨基酸代换的变化，这些叫做“沉默位点置换”。研究证明了沉默变化的速率远高于造成氨基酸替代的速率。关于这个的理由是，蛋白质结构上的随机变化对有机体有害比有利更可能，因此适合度减少，并且这样的变化被自然选择迅速消灭。基因对细胞功能越重要，任何变化将是有益的和将被保存的可能性就越低。不大重要的基因，编码对细胞的功能重要性比较低的蛋白质的基因，是比较可能积累代换的，因为它们在中性遗传漂变的过程中被固定起来。变化在 DNA 分子的有些位置比在其他位置保存得好，这个事实意味着遗传漂变是“接近中性”而不是完全中性的。自然选择将消灭有害变化，并且有利于比较稀少的有利变化。

这些研究与分子钟的概念直接有关。如果突变的速率是时间上恒定的，并且有机体的世代时间并不根本地改变（因为世代的时间能够影响变化积累的速度），那么两个有机体之间的分子差异应该和它们从一个共同的祖先进化以来过去的时间总量成比例。校正分子钟的第一类途径之一是，依据地质事件比如大陆分离或者陆桥毁损知道的（或者假定的）趋异，校准 DNA 或蛋白质的变化。因为发现进化分离和地质事件并不总是同步的，所以问题立即开始产生。举例来说，类元确实可能在地质分离以前开始了趋异。而且，分子进化的速率没有在时间上保持稳定，并且世代时间在进化过程中时常有变化，这导致变化的区别积累。

总体结论是，分子变化并不像节拍器那样以可靠和可测的速度稳定地滴答作响。DNA 分子的不同部分以不同的速度进化，并且变化的累积速率对其他因子的反应不同。但是，分子方法使用于种系发生和这些方法应用于生物地理学问题，幸好不是依靠一个分子钟的准确。时间的校准在回答许多问题时将是极其有帮助的，但是细胞的分子上的变化的记录仍然给生物地理学者提供进化连锁的证据，在生物地理学主要问题的解决上能够提供至关重要的线索[5]。现在可以考虑一些这样的事例了。

分子进化和鸟类生物地理学

鸟类从它们的爬行类祖先的进化长久迷惑了古生物学家，并且新的发现仍然在迷惑着，诸如晚三叠纪的可能鸟类足印[6]和在中国的下白垩世发现“四翼恐龙”[7]。但是化石证据提示，鸟类（和事实上的哺乳动物）的大分化发生在大约 6 500 万年前白垩纪末白垩纪—第三纪（K/T）绝灭事件以后。这会产生合理的生态情景：如同人们假定那样，许多物种在那个大绝灭事件中消失，会为新进化着的类群进入可资利用的空生态位留下充足范围。但是分子证据[8,9]提出一个十分不同的故事。在大范围的现代尚存的鸟类中对所选择的基因进行研究，已经提出，鸟类的原始多样性早得多，可能在早白垩纪，并且到 K/T 界限时现代的鸟类类群业已存在。这意味着这些类群是经过大绝灭事件幸存的，不是尔后进化的。

在许多方面，这个根据分子的叙述是比以前的观念更可信的。像啄木鸟和企鹅那样多样的鸟类，可能在K/T事件的两三百万年内产生，这样迅速进化的概念会是很难解释的。然而，如果鸟类的大分化发生在早白垩纪，那时（大约1亿3000万年前）大陆的分裂正在发生，那么鸟类的生物多样性以及生物地理学格局是比较容易解释的。

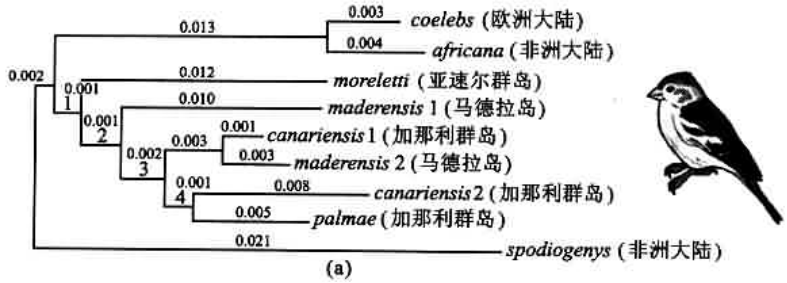
最原始的鸟类类群之一是平胸目（鸵鸟、鹤鸵、鹬鹊、美洲鸵和几维，以及已绝灭的新西兰的恐鸟和马达加斯加的象鸟），并且这些已经通过广泛的分子研究来决定它们的关系和进化格局[10]。这个类群的化石残遗已在所有主要大陆发现，表明它的原始进化必定在早白垩纪冈瓦纳大陆解体以前。利用相对稳定的mtDNA，已对活着的和一些化石的平胸目进行分子工作，并且这帮助把该类群中的多样化的格局拼合在一起。虽然“分子钟”不是完全可靠，但是关于这些鸟类的mtDNA工作提出一个十分古老的多样化的格局。这与冈瓦纳大陆的分裂造成不同的平胸目类群的分离的观点很好地符合。一个例外是新西兰的几维科（无翼鸟科Apteriygidae）。分子证据提示，几维从其他平胸类鸟分离大大晚于新西兰陆地的分出。以前相信它们与不会飞的巨大的恐鸟同时到来，因为这些不会飞的鸟类在某个机遇散布事件中侵入一个岛屿的可能性是令人很难想像的。在这里，分子证据和生物地理学推理的合理应用看来是有分歧的，因此需要更多的研究。

来自DNA测序的证据也表明最丰富的现代鸟类“鸣雀”，它包括几乎约1万个现生鸟类物种的一半，在澳大利亚起源，并且在晚渐新世澳大利亚向北移到更接近东南亚之后，从那里散布到世界的其余部分[11,12]。

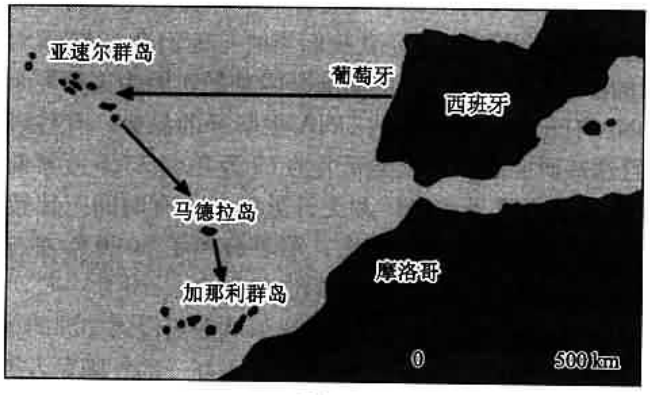
使用分子方法去澄清现生的鸟类物种中的一些混乱的分布格局也是可能的。以暗绿莺雀为例，这种食虫的鸟类主要出现在中亚，围绕青藏高原形成一个环。根据它们的形态差异，排列在这个环里的不同种群被定级为亚种。格局可能已作为祖先物种以前广阔的分布分裂的结果发展，或者它可能起因于限制在高原的一边的祖先的周期的侵入过程。分子研究[13]表明后一种解释是正确的。由于物种围绕高原的边缘扩散，扩展的种群两端之间的互配繁育变得不可能了，并且改变中的形态（例如翅条纹图案）和行为（例如鸣叫）性状使得互配繁育可能性更小。因此，日益环形的格局的不同部分的分隔进化造成亚种化过程。

概念专栏 13.1 苍头燕雀在漫游

能够使用分子方法达到追寻进化中的物种所取的地理路线。例如，大西洋的亚速尔群岛、加那利群岛和马德拉岛各有它们自己的食虫鸟类苍头燕雀（*Fringilla coelebs*）的亚种。据推测，这些鸟类通过一次次的机遇移动侵入了这些岛屿，但是直到分子方法的发展前没有可靠的方法确定顺序。原先的入侵是来自非洲到加那利群岛，然后经马德拉到亚速尔群岛，或者是另一条路线，从西班牙到亚速尔群岛，然后经马德拉到加那利群岛呢？分子证据提示亚速尔亚种最先分裂，接着是马德拉亚种，而最后是加那利群岛的苍头燕雀。因此，入侵路线现在澄清了（图13.3）[14]。



(a)



(b)

图 13.3 许多西*大西洋岛屿生活着苍头燕雀（*Fringilla coelebs*）的不同亚种的种群。这些亚种之间的关系近度已通过线粒体 DNA 的分析做了检查，并且示于（a）。从这些关系，可以构建一条可能的路线（b）。亚速尔亚种（*F. c. moreletti*）显然最先从大陆的鸟类分裂出来，因此这必定是原始的拓殖事件。马德拉亚种（*F. c. maderensis*）接着分裂，提示从亚速尔到马德拉的移动，然后加那利群岛亚种随着那些岛屿被拓殖而产生。依照亚种的第二个宗，可能有某一次尔后再拓殖马德拉，来自加那利。（资料来自 Marshall & Baker[14]）

进化仍然在进行的事实给分类学家、博物学家和为了研究生物多样性及其维持试图确定地球上物种总数量的那些人提出了一件头痛的事。分子研究提供对物种性质的洞察力，并且最终提供界定物种的最可靠的方法。有些类群的物种杂交，这可能给试图估计多少物种存在的那些人产生一幅混乱的图画。在基于它们的形态的种群研究不能保证给出有关物种的界限的地方，分子的研究能够提供牢靠的证据。这是在鸥[15]、西半球食蚊鸟和东半球鹟莺[16]那样的鸟类类群的情况。

因此，分子的研究帮助阐明了鸟类古代和现代的进化和生物地理学问题，并且对包括我们自己在内的许多其他类群生物的物种同样正确。

人类生物地理学和分子方法

在生物 DNA 分子结构的水平研究生物的能力，把一种有力的武器放在了进化和生物地理

* 原文如此，有误，应为东——译注。

学领域的研究者手中，而人类基因组自然是首要的注意焦点。然而，尽管我们现在有关于我们的遗传结构和编码的知识，有关我们的进化的许多问题仍旧还没有答案。可能我们想问的最重要的问题许多是有关我们的发展——诸如两足行走的起源，或者脑的大小和智慧，或者语言——不是只由几个基因支配，而是由许多基因一起相互作用的。因此这些问题不能由分子方法简单地回答[17]；但是有一些问题已经澄清。

是DNA序列中的核苷酸的次序最终编码我们的遗传组成，并且人类基因组包含32亿对核苷酸，因此有丰富的变异余地。通过研究来自全球所有种族的现代种群的遗传组成，提出了我们的起源在非洲，大约15万年前我们从那个大陆分散了。我们侵入的区域业已存在其他物种或者亚种，比如亲缘密切的尼安德特人，究竟我们当时与他们杂交与否[18]，是我们迄今不能确定的。如同前面说明的那样，化石DNA的研究是困难的，因为这种复杂和相对脆弱的分子不稳定。然而线粒体DNA有比在核中发现的DNA更坚强的趋势。有些研究进入到尼安德特人骨骼的mtDNA，并且这些研究表明这个类元大约69万年到55.5万年前从现代人的血统分离了[19]。但是mtDNA在自然界是母系遗传和无性繁殖的，有时间上比较稳定的倾向，因而是不如核DNA可靠的遗传交流的指示物。因此，尽管分离了50万年左右，我们不能确定在尼安德特人和我们的祖先之间是否发生了某种核的遗传交流。

然而，对人类生物地理学上一些有争论的论证，比如从东亚侵入美洲的历史，现代人类分子遗传学的研究能够做出贡献。是有一系列入侵还是仅仅正好一次？确定人类的侵入性移动的数量，已经从居留种族的构造特征比如齿式和从语言的比较引出证据。遗传的证据表明，所有土著美洲种族之间的相似性大于起初所期望的[20]。像阿拉斯加的阿留申人和巴西的雅诺玛米人那样远离的种族，按照遗传证据是从一个单一的亚洲原种族形成的，表明仅仅有一个侵入者的奠基种群。看来是从这些先驱人类产生了目前的语言的多样性和形态的种族变异。

种群崩溃、瓶颈和灾变

分子遗传学不仅容许我们追踪种群过去的关系和进化趋异，而且容许鉴别灾变事件，那时种群可能被严重削弱，甚至可能接近绝灭。这样的灾难以减少遗传变异性的形式留下它们的标记。

举例来说，猎豹在东半球许多地方是热带草原和荒漠的顶级捕食者。作为顶级捕食者，它从来不是一种丰富的动物，因此它的遗传变异性是不可能高的，但是它的遗传多样性实际是比大部分其他哺乳动物低10～100倍[21]。对此的最简单的解释是在它的历史的某点上，全球的猎豹种群剧烈地减少，或许到仅仅几个个体。结果是该物种显著的遗传均一性程度，这对这种动物有若干重要的意义。这种均一性展示的一种方式是在猎豹个体之间的皮肤移植比在大多数动物的接受水平高得多。在遗传变异性多样时，皮肤移植的排斥是比较可能的。然而，与遗传均一性关联的问题之一是一种近亲繁殖的效应，这导致精子活力低和因此产生的繁殖问题。这造成笼养上与自然保护和管理上的困难，剩余的野生种群业已受到困扰和栖息地消失的威胁。

许多生物（动物和植物）的种群在过去200万年的更新世气候波动中剧烈地变化了。如同

在第10章中讨论的那样，这往往导致一些物种变得局限于小的区域（“避难所”），它们在这些区域内生存度过不利时期，并且当气候变化时它们从那里重新扩展。当试图定位这些避难所时，生物地理学家通常借助于化石证据。举例来说，许多乔木在寒冷事件突然开始时，它们的分布区往往收缩，或者种群向赤道移动，而分布格局的这些改变可以在保存在湖泊沉积物中的化石花粉粒上检测到。但是，为了解决难题，也可以使用现代种群的分子遗传学重建过去的移动，并且这条途径不依靠发现花粉保存的合适地点。

概念专栏 13.2 灾变的黄条背蟾蜍

有些物种生活在非常难以预测的环境中，并且它们的种群规则性地经受了灾变。这些物种也丧失它们的遗传多样性吗？这样的一个物种的例子是黄条背蟾蜍[22]。这种动物在风积沙丘和石楠荒地的临时水坑中繁殖，因此在没有水坑可以利用时或者水坑在蟾蜍成熟前干涸时，它可能经历多年干旱。但是遗传分析证明了它们保持在旱季和湿季正常轮换的多样性，并且它们的遗传多样性仅仅在它们在一个地点经受长久下降时才减少。像许多在无法预测的生境中的动物和植物那样，作为对抗在任何特殊地点或在特殊时间的不利环境的一种保险策略，黄条背蟾蜍生产大量子裔。然而，遗传学家能够在种群自然波动的影响和比较持久的下降之间区分，这个事实给自然保护学家在种群中检测严重灾变的早期信号提供了手段。

分子遗传学的这种使用的一个例子是对巴塔哥尼亚柏（*Fitzroya cypressoides*）进行的研究[23]。这种针叶乔木以查理·达尔文在那个地区考察的小猎兔犬号调查船船长费茨罗伊（Fitzroy）命名属名，现在生长在安第斯山西麓智利的低地，也生长在安第斯山西边的坡地，并且以分散的种群生长在安第斯山东麓的阿根廷。它是一种非常长寿的乔木，在记录上最老的达到3 600年，仅次于芒松。它只能由种子缓慢地再生产，因此它不可能在更新世安第斯山的冰川时期迅速改变它的种群。在末次冰川的高峰，大约2万年前，安第斯山会是像巴塔哥尼亚柏那样的乔木不可逾越的阻限。西麓的低地是无冰的，它无疑地对需暖的乔木起了避难所作用，但是安第斯山的东麓怎样呢？巴塔哥尼亚柏也能够在那里存活吗？或者它是在目前（全新世）间冰期的温暖时期扩散到东部地区了？

安第斯山两边的巴塔哥尼亚柏种群的分子遗传学研究帮助解决了这个问题。如果这种乔木只在安第斯山的西边幸存，并且随着环境变得比较温暖越过山脉迁移，那么人们会认为在东、西两边的种群是相似的，因为它们都是从同一个遗传原种发展的。但是，如果巴塔哥尼亚柏既在安第斯山东边也在西边的避难所幸存过冰川时期，那么人们会认为在山脉东边和西边的种群中表现出不同。事实上，两个地区的种群在它们的遗传学上是不同的，因此我们必须得出这种乔木在山脉的东边找到了一个避难所的结论。事实上我们能够走得更远。如果一个单独的种群在这个地区幸存，来自安第斯山东边的乔木就表现出比人们预想的更高的遗传变异。因此似乎可能出现过许多个避难所，或许巴塔哥尼亚柏的小的孤立种群能够在东麓的几个隐蔽的山谷维持它们自己的生存，度过冰川时期。在这里，分子遗传学能够补充化石记录和帮助重建一个物种过去的移动。

生物地理学中的同位素

上面叙述的分子研究，本质上是检查有机体的遗传关系和因此检查它们的进化联系的手段。作为深入到原子水平和分析许多元素的同位素的结果，在生物地理学上有了新的一系列进展的可能。若干元素，包括在活的有机体中含量丰富的许多元素（如碳、氧和氮）存在许多不同形式。这些形式的元素原子量不同，被称为同位素[24]。这些同位素有的是不稳定的，并且以一种能够计算的速率衰变，在此过程中放出辐射。例如元素铯的重同位素（^{137}Cs）衰变形成比较稳定的同位素^{134}Cs，在此过程中放出辐射。1986年，切尔诺贝利核电站的灾难释放了大量的放射性同位素进入到许多生态系统中。这种危险的同位素仍然以10倍于1986年前的水平存在于瑞典湖泊的鱼类中[25]。

其他的同位素是稳定的，并且是这些同位素提供了生物地理学研究上重要的工具。它们为什么有价值，理由是因为一些物理的和生物的过程有利于选择若干同位素，因此沿着那条途径移动了的元素具有一种表征同位素的特性。例如，当水蒸发时，发现含有比较丰富的轻同位素氧的水分子（$H_2{}^{16}O$）比含有重同位素氧的水分子（$H_2{}^{18}O$）容易蒸发。结果，大气中的水蒸气，以及由水蒸气形成的雨和雪，在轻同位素上比较丰富，而剩下的水是重同位素相对比较丰富。如同我们在第10章（第243页）看到的那样，在蒸发的物理过程中的这种同位素的分馏提供过去气候的一种线索。当世界的水大量储存在冰帽中（如同在冰川事件时那样），海洋的水以及它们产生的沉积物中重氧同位素日益丰富。于是海洋沉积物携带以氧同位素书写的气候变化记录。相似地，冰芯也记录气候，但是在这种情况下重同位素是在比较温暖的时期（间冰期）比较丰富[26]。在东方站（Vostok）的南极洲冰帽钻孔，提供了一幅过去42万年的气候变化的十分详细的图画，包括更新世后期的主要波动[27]。

也以这种方式分析了山地冰川，但是一般不大厚，因而只记录一个比较有限的时期。例如，在南美洲安第斯山脉中靠近的的喀喀湖的萨哈马（Sajama）冰川产生了一个130 m（425英尺）深的冰芯，包括了过去2.5万年[28]，但是这仅仅把我们带过末次冰川的主峰一点儿。在另一方面，海洋岩芯提供了广泛得多的记录。当冰川从基部逐渐融化，海洋沉积物是相对持久的，并且提供回溯进入上新世的记录[29]。从这些沉积物可以构建一幅长久和详细的气候变化的图画。

蒸发是一个分馏同位素的物理过程，并且许多生物学过程有相似的选择能力。例如，光合作用是一个生物学过程，碳同位素在此过程中发生部分分馏。在第4章我们看到一些植物使用一种光合作用系统，其中碳固定的最初产物是含4个碳原子的分子（所谓C_4植物）。在这个过程中使用的酶（PEP羧化酶）有利于碳的重同位素$^{13}CO_2$，而非轻同位素$^{12}CO_2$。从而由C_4植物产生的有机物质比在C_3植物中见到的$^{13}C:{}^{12}C$比率高。当动物取食、消化和积累植物物质时，它们在它们自己的组织中保留了它们的食物的碳同位素比率，因此从它们的组织的分析（按照C_3植物和C_4植物的比例）确定一种食草动物的一些食物是可能的[30]。这种特性甚至可以转移到以这些食草动物为食的食肉动物上。研究古食物的那些人是幸运的，碳同位素特性沉淀在坚硬的和抗腐烂的牙齿珐琅质材料中，并且因此在化石牙齿中发现[31]。这提供了检验许

多绝灭的食草动物、比如在500万年前栖息在佛罗里达的5种马的食物差别所需要的证据[32]。这些包括集中在C_4禾草上牧食的物种、取食C_3灌木和乔木的啃食的物种和取食比较一般化食物的混合摄食者。因此，同位素研究提供考察古代的生态系统怎样起作用的一种手段。

同位素研究也允许在时间进程上考察C_4光合作用系统变化着的重要性。通过检查众多食草动物的牙齿珐琅质，鉴别这个类型的碳固定证明最有效的那些时间已成为可能。C_4系统看来在800万年前和500万年前之间显著扩张了[31]。这与气候相联系是可能的，因为C_4系统在炎热、干燥和光照良好的条件下是有利的。它也可以反映大气的二氧化碳含量，C_4系统在二氧化碳稀薄时特别有效。PEP羧化酶对二氧化碳的亲和性比在C_3光合作用系统中通常用做主要的碳固定物的核酮糖－1，5－磷酸羧化酶高。这个理论意味着在过去大气中CO_2含量低导致了C_4植物或许特别是热带禾草的扩张，并且这进而对热带（或亚热带）稀树草原生境的发展和热带牧食性哺乳动物的进化有重大影响。

历史生物地理学的研究因此得益于同位素技术的使用，但是今日生物地理学的许多研究领域也是如此。例如，食物的研究使用碳同位素比率，帮助解决了与迁徙鸟类的运动和行为有关的一些问题。橙尾鸲莺是一种小的鹟莺，在夏季占据美国北部和加拿大的大部分，尔后为了过冬向南迁飞。观察到在春季最先来到的鸟类，往往是身体条件比后来到来的好得多，而这些后来到来的鸟可能下一个月都还无法到来。它们的碳比率的分析表明，早来到的鸟在C_3植物占优势的生境中过冬，那几乎肯定地意味着中美洲和南美洲的热带红树林和雨林。后来到的鸟在它们的组织里有高比例的^{13}C，表明它们在C_4植物占优势的生境、大概在热带干旱的密灌丛和草原中过冬[33]。使用同位素比率这样研究食物，为回答生物地理学问题开辟了许多途径，并且碳同位素比率甚至保存在鸟类趾爪物质中的发现[34]，意味着能够实行对鸟类的研究而不伤害它们。

生物地球化学循环中的同位素

元素在生态系统之间、甚而在生物群落之间的运动，对生物地理学家具有巨大意义，而同位素提供了追踪这些运动的一种手段[35]。沉淀在墨西哥湾的有机物质的研究[36]表明，靠近海岸沉淀的物质有相当于海岸植物群落的C_3光合作用的碳同位素比率，而更远的海里的沉淀物质中^{13}C比较丰富，表明它们是产生自C_4光合作用。岛屿植被C_4物种比较丰富，可能是这些物种的来源；它是从中西部大平原侵蚀的并且通过大的河系席卷到海里的。大气中的有机尘埃含有来自植物叶子的蜡质碎片，并且这些也含有与它们的起源有关的同位素特性[37]。来自百慕大的尘埃的同位素分析，提供整个北美洲植物生产力的和因此蜡质角质层生产的季节变化的记录。检测这些尘埃中C_3和C_4物质的比例，将给出作为气候变化后果的两个光合作用系统的比例上的任何长期变化的指示。

并不是只有碳同位素可以提供元素在生态系统之间运动的证据。氮同位素也已证明是有价值的。氮作为一种气体在我们的大气中是丰富的并且大部分以^{14}N的形式存在，但是也有一些重同位素^{15}N存在。大气氮能够被使用固氮酶的许多微生物固定和转换成氨基酸进而形成蛋白质。但是固氮酶分馏氮同位素，歧视比较重的^{15}N，因此有机物质作为氮固定的产物可以与从土壤利用的矿化的硝酸盐区分[38]。于是，北太平洋的水中氮同位素的分析表明了其中大约一

半来自氮固定（大概是束毛蓝细菌属 *Trichodesmium* 的作用），而其余来自陆地土壤的侵蚀。因此，海水中氮同位素比率是不同的，并且一般重同位素含量比在陆地系统中、尤其在微生物固定显著的地方见到的要高。

海洋和陆地的氮同位素比率之间的差别，产生了进行海洋和陆地之间含氮化合物的移动研究的机会。这样的移动的一个事例，是从海洋进入江河和溪流产卵和最后死亡的鲑鱼的洄游。移动可以显出谱列，但是那所有蛋白质（和氮）的输送是对淡水和陆地生态系统的显著贡献吗？在阿拉斯加东南部的研究[39]，表明溪边的重氮同位素的水平因鲑鱼的进入显著上升。^{15}N 的比例也随着更远离溪流下降，起因于死亡鲑鱼的组织的重要性下降和产生自微生物固定、尤其与桤木关联的共生固定的氮的量增加着。同位素于是为元素通过鱼类洄游而移动的重要性提供了以其他方法不能够获得的证据。

新的水平

生物地理学时常由于识别形成地球的格局和在地球表面上物种分布的过程而取得巨大进展。冰川时代的“发现”，还有板块构造运动的发现，提供了在生物地理学领域的巨大进步的事例。有时描述和分析信息的新方法也对生物地理学的思想进步产生刺激。通过自然选择进化的理论在这里显然是至上的，但是其他概念比如岛屿生物地理学也产生科学上的进步。在20世纪开始时化石花粉的认识和分析，或者在20世纪后期冰芯中包裹的气泡的发现和分析，都是容许发问和在有些情况下回答一系列新问题的技术。

分子遗传学必定立足于这些新技术之中，在生物地理学研究上开辟一个广大范围的新的可能性。由于这样的实验室方法和设备变得比较容易得到，生物地理学家因此将越来越多的使用一种方法，它把我们直接带到生物组织结构的正中心，并且揭示它的进化历史的秘密。这样提供的机会，将使我们尽力解决许多生物包括我们自己的生物地理学的日益微妙和困难的问题。相似地，在地球表面上元素移动的研究中使用同位素，正在向决定若干元素途径的重要性和这些途径时常采取意外的方向提供着一条新道路[40]。生物地理学如果要在扩展世界的知识上做下一次跳跃，就必须把它的注意力日益集中在分子的，甚至原子的组织水平上。

摘　要

1. 有机体的构造并不总是它的进化关系的可靠向导，而遗传组成是分类的坚实基础。

2. DNA是自我复制的大分子，编码一个有机体发育所需要的全部信息。它的化学结构因此为个体之间和物种之间的遗传关系提供钥匙。DNA见于一个细胞的核中以及若干细胞器比如核糖体和线粒体中。

3. 两个有机体的DNA之间的相似性越密切，它们的进化关系就越密切，因此DNA的分子分析能够帮助构建不同生物的关系图解或者种系发生树。

4. DNA结构在时间过程中的变化是变异的基础，并且因此是进化的原材料。有机体之间

DNA 结构的变化因此能够提供某种容许这样的差异发展的逝去时间的指示。这是“分子钟”的基础，它允许将一种近似的时间标尺附到一棵种系发生树上。然而，这个钟的可靠性取决于并不总是见到的、DNA 中变化的恒定速率。

5. 分子种系发生为生物地理学的和进化的问题解决提供了有价值的证据，既在一个漫长的时间范围里，比如鸟类自从早白垩纪从爬行类进化，也在比较晚近的时间，比如大西洋岛屿上移居的苍头燕雀的进化和移动格局。甚至人类多样化和扩散的历史也能以这种方式研究。

6. 有的物种有非常低的遗传多样性，如同反映在它们的 DNA 结构中那样。这是它们的种群在它们的进化历史上的某个点被减少到了很低的水平，叫做瓶颈。了解遗传多样性可能在自然保护上有重要性。

7. 许多元素以不同形式存在，它们的原子量有异，称为同位素。这些同位素在它们的性质上稍微不同，并且可以由物理的或者生物的过程改变和选择。氧同位素（包括它们在水分子中的结合形式）在它们的蒸发上不同，而碳同位素在不同类型的光合作用反应中被有差别地选择。因此同位素比率的分析能够提供元素的历史的某种指示。

8. 碳同位素比率能够提供有关过去的光合作用和动物的食物的信息。氮同位素依固定的途径而异，并且能够用于追踪生态系统中的养分循环。

9. 许多生物地理学问题可以在将来通过分子和同位素方法的应用解决，正如这些新技术被应用于一些老问题一样。

扩充读物

Beebee T, Rowe G. *An Introduction to Molecular Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2004.

Epperson BK. *Geographical Genetics*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.

Hails RS, Beringer JE, Godfray HCJ, eds. *Genes in the Environment*. Oxford: Blackwell Publishing, 2003.

Lajtha K, Michener RH. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994.

参考文献

1 Freeman S, Herron JC. *Evolutionary Analysis*, 2nd edn, Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 2001.

2 Sibley CG, Ahlquist JE. *Phylogeny and Classification of Birds*. New Haven, CT: Yale University Press, 1990.

3 Pace NR. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science* 1997; 276: 734-40.

4 Avise JC. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. New York: Chapman & Hall, 1994.
5 Moore PD. Molecular biogeography. *Prog Phys Geogr* 2001; 25: 545-51.
6 Melchor RN, de Valais S, Genise JF. Bird-like fossil footprints from the Late Triassic. *Nature* 2002; 417: 936-8.
7 Xu X, Zhou Z, Wang X, Kuang X, Zhang F, Du X. Fourwinged dinosaurs from China. *Nature* 2003; 421: 335-40.
8 Cracraft J. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. *Proc R Soc London B* 2001; 268: 459-69.
9 Cooper A, Penny D. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: molecular evidence. *Science* 1997; 275: 1109-13.
10 Cooper A, Lalueza-Fox C, Anderson S, Rambaut A, Austin J, Ward R. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature* 2001; 409: 704-7.
11 Ericson PGP, Christidis L, Cooper A, Irestedt M, Jackson J, Johansson US, Norman JA. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the New Zealand wrens. *Proc R Soc London B* 2002; 269: 235-41.
12 Barker FK, Barrowclough GF, Groth JG. A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. *Proc R Soc London B* 2002; 269: 295-308.
13 Irwin DE, Bensch S, Price TD Speciation in a ring *Nature* 2001; 409: 333-7.
14 Marshall HD, Baker AJ. Colonization history of Atlantic island common chaffinches revealed by mitochondrial DNA. *Mol Phylogenet Evol* 1999; 11: 201-12.
15 Sibley D. *The Sibley Guide to Bird Life and Behavior*. New York: Alfred A. Knopf, 2001.
16 Collinson M. Shifting sands: taxonomic changes in the world of the field ornithologist. *Br Birds* 2001; 94: 2-27.
17 Carroll SB. Genetics and the making of *Homo sapiens*. *Nature* 2003; 422: 849-57.
18 Stoneking M. From the evolutionary past . *Nature* 2001; 409: 821-2.
19 Ward R, Stringer C. A molecular handle on the Neanderthals. *Nature* 1997; 388: 225-6.
20 Gibbons A. The peopling of the Americas. *Science* 1996; 274: 31-3.
21 Santer R. Letting the cat out of the bag. *Biologist* 2001; 48: 72-4.
22 Beebee T, Rowe G. Application of genetic bottleneck testing to the investigation of amphibian declines: a case study with natterjack toads. *Conserv Biol* 2001; 15: 266-70.
23 Premoli AC, Kitzberger T, Veblen TT. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *J Biogeogr* 2000; 27: 251-60.
24 Lajtha K, Micheneer RH. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994.
25 Sundbom M, Meili M, Andersson E, Ostlund M, Broberg A. Long-term. dynamics of Chernobyl ^{137}Cs in freshwater fish: quantifying the effect of body size and trophic level. *J*

Appl Ecol 2003; 40: 228-40.

26 Moore PD, Chaloner WG, Stott PA. *Global Environmental Change*. Oxford: Blackwell Science, 1996.

27 Petit JR, Jouzel J, Raynaud D, Barkov NI, Barnola J-M, Basile I, Bender M, Chappellaz, J, Davis M, Delaygue G, Delmotte M, Kotlyadov VM, Legrand M, Lipendov VY, Lorius C, Pepin L, Ritz C, Saltzman E, Stievenard M. Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 1999; 399: 429-36.

28 Thompson LG, Davis ME, Mosley-Thompson E, Sowers TA, Henderson KA, Zagorodnov VS, Lin P-N, Mikhalenko VN, Campen RK, Bolzan JF, Cole-Dai J, Francou B. A 25 000-year tropical chimate history from Bolivian ice cores. *Science* 1998; 282: 1858-64.

29 Clemens SC, Tiedemann R, Eccentricity forcing of Pliocene-early Pleistocene climate revealed in a marine oxygen-isotope record. *Nature* 1997; 385: 801-4.

30 Kohn MJ, You are what you eat. *Science* 1999; 283: 335-6.

31 Cerling TE, Ehleringer JR, Harris JM. Carbon dioxide starvation, the development of C_4 ecosystems, and mammalian evolution. *Phil Trans R Soc London B* 1998; 353: 159-71.

32 MacFadden BJ, Solounias N, Cerling TE. Ancient diets, ecology and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 1999; 283: 824-7.

33 Marra PP, Hobson KA, Holmes RT. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbonisotopes. *Science* 1998; 282: 1884-6.

34 Bearhop S, Furness RW, Hilton GM, Votier SC, Waldron S. A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Funct Ecol* 2003; 17: 270-5.

35 Schlesinger WH. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, 2nd edn. San Diego: Academic Press, 1997.

36 Goni MA, Ruttenberg KC, Eglinton TI. Sources and contribution of terrigenous organic carbon to surface sediments in the Gulf of Mexico. *Nature* 1997; 389: 275-8.

37 Conte MH, Weber JC. Plant biomarkers in aerosols record isotopic discrimination of terrestrial photosynthesis. *Nature* 2002; 417: 639-41.

38 Handley LL, Raven JA. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant Cell Environ* 1992; 15: 965-85.

39 Ben-David M, Hanley TA, Schell DM. Fertilization of terrestrial vegetation by spawning Pacific salmon: the role of flooding and predator activity. *Oikos* 1998; 83: 47-55.

40 Moore PD. Isotopic biogeography. *Prog Phys Geogr* 2004; 28: 145-51.

第 14 章　阐释过去：Ⅱ．原理和实践

如同我们在上一章看到的那样，生物学家现在能够以与日俱增的信心建立生物之间的关系格局。稍后，我们将说明这种研究因分支方法的发展而革新。然而，分隔两个物种的阻限确立和它们作为不同物种的出现之间的时间关系，是目前生物地理学研究中最引起争议的问题之一，首先讨论它是有用的。

主要分水岭：散布对分替

从最新近的到最古老的生物地理学问题有一个连续的谱列，这虽然是明显的，但是大多数工作者还是难以区分两条不同的途径——生态生物地理学和历史生物地理学。当然，这两者之间存在重叠[1]；例如，从冰川时代引发的生物地理学问题，如果它们关心现生类群的更新世祖先的话，可以看做生态的，或者如果它们关心因没有留下现生后裔而了解得不大好的生物的话，可以看做历史的。

因为历史生物地理学关心比较遥远的过去，所以它受到接受板块构造学说引起的“地球科学革命”的巨大影响。以前，大多数工作者都认为，生物分布上的间断代表了在生物进化之前就存在不适于栖息的区域。这些生物因此必须主动地散布，穿越这样的阻限，此后这些阻限把它们隔离作分离的单位，在各个单位内独立的遗传变化导致了成为不同物种的趋异——并且随着这些差异变得比较众多、全面和根本，或许最终成为不同的属，等等。

但是板块构造学说提出，地理变化在再分和隔离生物种群上具有更为巨大的作用。整个大陆可以分裂，每块裂片载着它的货物——活着的生物和埋藏的化石两者——离开，就像美国古生物学家马尔科姆·麦克纳（Malcolm McKenna）曾如此生动地描述它们那样[2]，既充当诺亚方舟载着活的生物，又充当北欧海盗的丧葬船载着尸体（化石）。在这条称为“分替生物地理学”的新途径中，重点放在再分以前连续的分布区的新阻限（图 14.1，左）上，而非物种穿越先在的阻限，一个有时叫做“跳跃散布”的过程（图 14.1，中）上。区分称为“分布区扩展”的散布类型（图 14.1，右）也是重要的，它指一个新的物种逐渐扩散，穿越它在当中进化的地区，或者也许因为气候变化而新成为可以利用的地区。

正如科学上有时发生的那样，这两条途径的支持者对抗起来，并且争论变得两极化。然而，两种现象不仅都存在，而且可以同时发生，那是明显的。举例来说，巴拿马陆桥的形成容许哺乳动物在北美洲和南美洲之间散布（见第 232–234 页），同时它提供了分替事件，把海洋生物先前单一的种群分成分隔的加勒比海种群和东太平洋种群（见第 316 页）。

或许最大的问题是我们正常地只把这些过程的结果看做确立的生物地理格局。我们不能注视着它们，因为这样的变化既稀少又缓慢。因此在决定哪种过程造成格局时，我们不得不根据引起的生物区系的性质和与原因可能是比较明显的其他例子的比较，进行推论和演绎。我们可

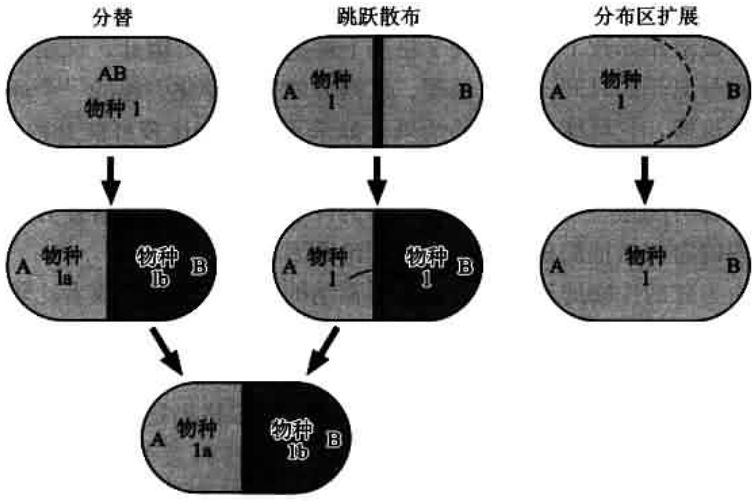


图 14.1　分替的物种形成（左）：一个物种原来占据 A 和 B 的整个区域，但是这两个区域因一个阻限彼此分隔开来。然后由于逐渐的遗传变化，原来的物种分化成两个分开的物种，并且它们被这个阻限分隔。跳跃散布（中）：物种首先是被一个阻限局限在区域 A，阻限把它和 B 隔开，并且只有后来的散布穿越阻限。该物种的两个种群现在各分化成不同的物种。分替和跳跃散布的最后结果是相同的。分布区扩展（右）：物种首先是仅见于区域 A，后来逐渐扩展它的分布区进入相邻的区域。然而在两个区域之间没有任何阻限，它不能分化成另一个新的分立的物种。

能只希望产生是“煞是有理”的建议——就是与我们的知识和对地质学和生物学的过程和事件的了解并不矛盾的学说。

现在，清楚的分替的情况大部分看来包括很久以前发生的大范围的大陆分裂或联结的板块构造事件。举例来说，如同马尔科姆·麦克纳指出的那样[3]，直到中始新世北美洲和欧洲的早新生代哺乳动物区系是十分相似的。地质的和地理的研究提出，北大西洋正好在那个时间把这两个区域最后分隔，容许这些动物在各个大陆上独立的分替进化。相似地，如上述提到的那样，巴拿马地峡的形成把浅海海洋动物群分成东太平洋和加勒比海两个分离的种群，它们是彼此相似的，并且含有许多姐妹种。这样一个分替事件同时影响很多种类生物，而接踵而来的隔离将影响它们全部的后续进化历史。因此，任何这样的平行现象对于分替是良好的、表面上确凿的证据。

相反，清楚的散布的情况大多数似乎是在范围比较小的一端上，涉及在大洋中部孤立升起的火山岛的拓殖——例如夏威夷岛链，它升起在地质学的“热点”之上（见第 174 页）。造成的生物区系的不平常的和不平衡的性质已在第 7 章充分描述和解释了，因此，把显示这些表征的任何生物区系阐释为通过散布而非分替产生是合理的。如同我们在第 7 章看到的，许多拓殖者的到来是因为它们能够飞翔或在风中飘浮，这样，相信它们也可以使用这些能力穿越陆块之内存在的（山脉、沙漠或水体的）阻限也是合理的。因此散布是一个比较孤立的事件，那将仅仅十分偶然地影响一种以上类型的生物——举例来说，如同一场剧烈的旋风或潮汐波浪从一个区域夹带许多生物到另一个区域。因此，它在生物地理学记录上可能仅仅显得是一个偶然

事件。

由于认为分替或散布导致了生物地理学格局上的这些差异，因此，试图确定两个生物区系或者两种有关生物分离开的时间，与由地理、气候等的格局变化引起的一个环境事件能否相关是重要的。如果是这样，它可能是分替的结果；如果不是，它比较可能是散布的结果。但是，在两种情况下，人们都必须检查资料，并且力图对分离开的本来原因做一个判断，而不带任何先入之见。然而，那可能是一个求全的忠告，因为许多作者是强烈地喜爱分替或散布，并且他们可能因此会试图确定包括他们喜好的机制的理论原因。

举例来说，南半球的生物地理大部分是由冈瓦纳的解体支配的，或者比较新近地由海平面的变化支配，变化的结果分开或联合了比较小的陆地碎片。结果，该地区晚近的许多生物地理学研究都认为存在分替，或者甚至提出这样一个假设应该是生物地理学方法论的正常部分[4]。使用前面一章描述的分子技术的许多晚近的研究表明，许多格局是散布而不是分替的结果，因此，注意到这个是有趣的。耳蕨属（*Polystichum*）来到新西兰是从澳大利亚散布的结果，Perrie 等[5]的这个结论也许是不令人惊奇的，因为蕨类的轻孢子是适合随风进行长距离散布的。比较惊人的是 Trewick 的结论：4 个不同属个体相对大、不会飞的昆虫也通过散布各自从新西兰来到孤立的查塔姆群岛（Chatham Islands）[6]。这样的研究的意义在于如下的事实：这些分子技术能够估计所研究的生物从它的亲属趋异的时间。然后可以用这个时间与板块构造事件分开那个陆块的时间比较。如果这两个年代相当，那么原因分明是分替。如果不相当，如同在这两个例子中的情况那样，那么它同等分明地可能代之是涉及了散布。说新近的分子证据大多数支持散布而非分替解释，似乎是公平的。

也值得强调的是，世界上许多区域可能显现出许多种分布格局的例子，它们看来在过去的不同时间出现，并且可能彼此根本不同。例如，在澳大利亚与冈瓦纳分离后不久，它的生物区系表现出一种与冈瓦纳大陆的其余部分的生物区系相分替的格局，但是穿越不断加宽的海洋阻限的散布结果逐渐越来越占优势。首先，这种散布由来自冈瓦纳的散布占优势，然后，随着澳大利亚向北移动和南极洲变冷，散布逐步变成由来自东南亚的散布占优势。因此，任何区域的研究必须考虑这样的历时变化的可能性，而处在现代历史生物地理学的中心的是这些格局的鉴别、比较和整合。

生物地理学者们试图找到分析技术来结合分替和散布两种可能性，并且能够鉴别它们的相对贡献[7,8]。分子的研究将日益解决这两种过程的拥护者之间的长久争论。它们将可能表明，如同人们期望的那样，两种现象在自然界都是普遍的。然而，目前这种争论或许在生物地理学的所有问题中是争议最激烈的。

散布中心和起源中心

有些生物地理学者提出，由最大数量物种代表一个类群的那个区域，也可能是这个类群从那里散布开，因此也是它们在那里起源的区域。然而，这个假说设想，不论环境条件怎样，新种以一种稳定的速度出现，因而一个特定区域存在大量物种，表明这个类群已在那里存在一段很长的时间。事实上，物种形成的速度取决于生态机会，以及通过遗传变化出现的新特征。一

个类群可以首先在一个区域出现，在那里它的特定生活方式的机会是有限的，并且几乎没有物种会进化。后来，它可能得到进入一个区域的途径，在那里机会大得多，并且会在那里经历迅速的物种形成。举例来说，虽然丽鱼科鱼类在非洲的大湖比它们之外的任何地方都更具多样性（见第 171--172 页），但是没有一个生物地理学者会争论说，这些湖泊是这些鱼类由之散布开并遍及非洲和南美洲的中心。

现行的生物地理学分析方法

今天在文献中能够找到许多不同的生物地理学分析技术。它们有些（种系发生的和分支的* 生物地理学、种系地理学、概括轨迹）是以使用分支学技术阐释生物的历史为基础的（专栏 14.1）。而其他技术试图在研究今日的、或者最晚近的过去——更新世的生物地理学上，建立特有性的格局。泛生物地理学研究动物区系或植物区系的生物地理分布，涉及许多类元，但是不使用分支学考察个别的类元是否是单系的。相反，更新世的和甚至更早的地质时期的生物地理历史，要求使用来自过去的动物区系、植物区系、气候或来自板块构造的资料，或者来自化石生物的进化地位或分布的资料。这些技术的优点和缺点是目前热烈（有时情绪激昂的!）争论的话题，往往涉及它们的假设、方法论和含义的详细和复杂的分析。

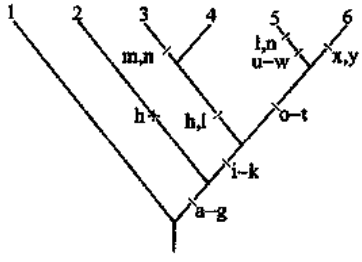


图 14.2 六个类群之间的关系的分支图，使用表征 a 到 y。

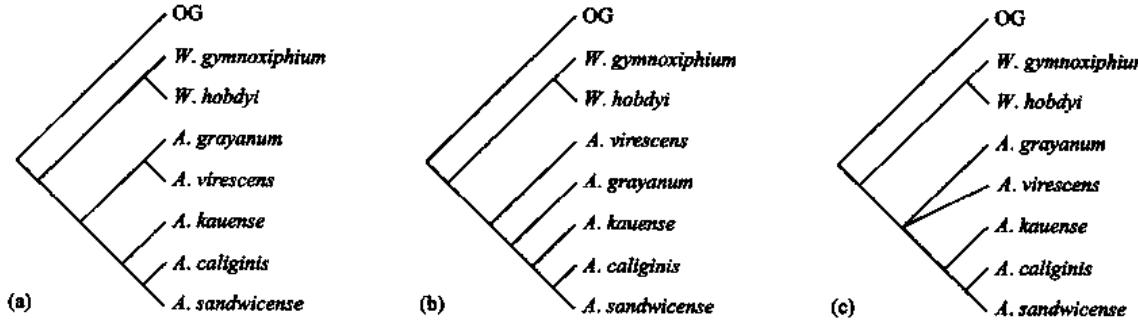


图 14.3 夏威夷银剑 *Argyroxiphium* 属和 *Wilkesia* 属的物种关系的三个同等俭约的分支图说明了 *A. virescens* 和 *A. grayanum* 之间的不同关系。OG 是分析中用的外群。（自 Funk & Wagner[37]）

* 分支的、分支学、分支图也可以分别称为支序的、支序学、支序图——译注。

方法论专栏 14.1 分支学和俭约

分支的方法是由德国的分类学家维利·亨尼希（Willi Hennig）在1950年提出的。首先，他试图鉴别一个类元组群，它们全部是彼此有关的，共有一个共同祖先，并且包括它的全部后裔。这样的一个世系称为一个“分支”。然后他把在这个分支中的进化变化作为一系列的分支事件或者“二歧”处理，在每次分支事件中一个类群分裂成两个女儿类群。在每次称为“结点”的“二歧”中，类群的一项或多项表征从原来的祖先的或者“近态的”状态，变化成衍离的或者“远态的”状态。近态性状是通过与一个“外群”比较识别的，外群是与所研究的世系密切有关的，但不是它的一部分。然后类群的进化历史可以表示为一个分支的“分支图”。于是，在图14.2中，性状a—g在类群1（它是外群）和类群2～6之间趋异以后进化。因此相对于类群1的性状，它们是衍离的或远态的（这些性状在类群1中保持了原始或近态），但是相对于类群2～6它们是近态的。其他新的、远态的性状然后在类群2～6的进化历史内不同的点上进化，并且因此能够用于分析它们的关系格局。

在构建分支图之时，表列由不同的类元显示的性状，然后将类元排列得显示相似性状集合的那些类元放在分支“树”的相邻位置。尽可能地接受每一项远态的进化事件在有关类元的每一个类群的历史上只发生了一次或者尽可能少次。这符合称为假说的经济或者“俭约/简约”的科学原则：最好的理论可能是需要特殊假设数量最小的理论。（这样，举例来说，如果为了解释图形上的每个位置都做了一个特殊的假设，那么最复杂的图形都可以解释了，但是最煞似有理的解释会是为这个图形的形状只提出一个或两个理由的解释。）例如，图14.2中认为性状h进化了两次是最为俭约的，因为那只涉及一个额外的进化事件的假设。备选的是将类群2的起源转移到靠近类群3/4的基部，因此需要接受性状j—K在类群2中丢失了一次——有三个而不是仅仅一个额外进化事件的一个假设。

当然，展示众多表征变化的物种，其有些表征在有机体的功能、发育或行为上是彼此联系的。在构建分支图时，分类学家因此不得不小心试图避免选择任何这样联系了的一个以上的性状集合。选择不同的表征阵列可以产生不同的分支图，甚至在那时还是可能的。虽然大量表征的使用可以使这些困难的重要性最小化，但是排列类元和分析结果变得越来越困难。这导致了引进计算机程序比如PAUP（phylogenetic analysis using parsimony，使用俭约的种系发生分析），计算展示类元最俭约排列的分支图。甚至那时也不罕见的是展示同等俭约的一个以上分支图和因此一种以上可能的进化关系格局同等可能（图14.3）。一个特殊的类元集合之间的关系也可能是如此不肯定，因此它们不得不表示为以多歧而非二歧发散，而分支图据说是不全定解的。这些问题的一个例子来自叫做银剑的夏威夷的植物（图14.3）。

因此，虽然分支学提供了一种新的、比较严格的生物学关系分析途径，但是这一技术对于所有的系统学（或者生物地理学）问题不是简单的万应灵丹。

种系发生生物地理学

分支学作为生物地理学分析的一种工具的潜力首先被瑞典的昆虫学家拉尔斯·布伦丁（Lars Brundin）认识，他在1966年研究了属于在南半球发现的三个亚科的摇蚊的分布[9]。他首先得出物种进化关系的一个分支图，然后他在每个物种名称的位置填人发现它的大陆名称来代替它，把种系分支图转换成类元－区域分支图（图14.4）。结果是一个一致的格局，其中非洲的物种看来首先趋异，跟着依次是新西兰、南美洲和澳大利亚的物种。这个顺序基于摇蚊的进化关系，受到冈瓦纳超级大陆的破裂顺序的独立支持，其中相似的是非洲最先裂开，然后依次是新西兰、南美洲和澳大利亚。（印度和南极洲在分析中没有出现，因为在那些大陆没有这些亚科的摇蚊。）因此能够把不同大陆的摇蚊之间的趋异解释为分替的结果，大陆之间的海洋阻限在摇蚊拓殖它们之后出现。这本身又有关于不同摇蚊类群的明显地质年代的有用含义，因为大陆的分离年代是从地球物理资料知道的。（在每个大陆之内的物种之间的趋异当然能够是分替或散布的结果）。把分支图转换成类元－区域分支图，也时常能在多个同等俭约的分支图中提出哪个分支图为类群提供更为俭约的生物地理的历史。此外关于所涉及区域的分离时间的任何地质的信息，都可以为相应类元的趋异时间提出相似的年代。

当然，任何类元－区域分支图都只是同构成基础的分支分析的质量一样可靠。就这点来说，有趣的是，新近使用分子技术而非形态性状来估计生物地理历史年代时常导致不同而有趣的结论。例如，根据形态学和血清学性状的侧颈龟种系发生，提出种系发生和冈瓦纳的破裂顺序之间具有良好的相关性，而比较新近的分子资料却提出现代的代表是在以前比较广布的类群内广泛绝灭的孑遗[10]。

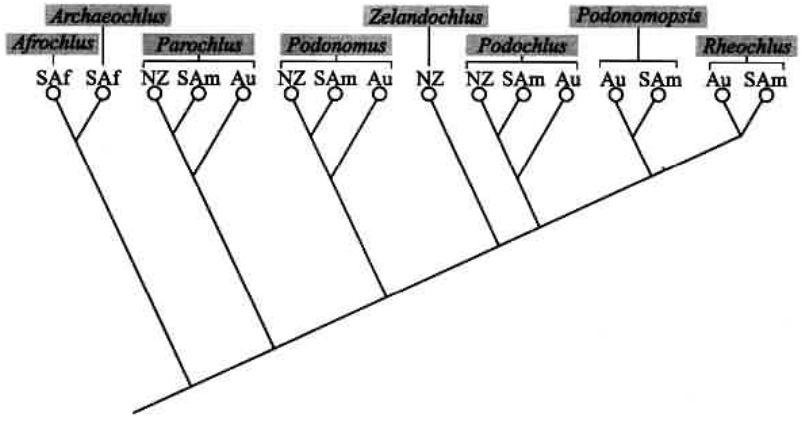


图14.4　Brundin[9]研究的一些冈瓦纳属 podonominine 亚科摇蚊的简单类元－区域分支图。斜体的名称是涉及的属名，而圆圈代表各个物种。字母指见到各个物种的大陆：Au，澳大利亚；NZ，新西兰；Saf，南非；Sam，南美洲。非洲的属看来首先趋异。在其他的各个属中，新西兰物种的趋异在南美洲物种和澳大利亚物种之间进行。

种系地理学

种系地理学的方法论是类似于种系发生生物地理学的，但是因为它的分析是以分子的资料为基础的（见第 13 章），所以它能够揭示在物种水平或物种复合体的水平上的关系，并且因此能够证明在比较晚近的进化时期所发生的关系。通过组合从占据相同区域的不同类群内的分支的结果，它也能够解释以前不曾料到的地理关系。例如，美国生物地理学家布赖恩·阿博加斯特（Brian Arbogast）和吉姆·肯内基（Jim Kenagy）[11]研究了生活在北美洲森林中的 5 种不同的哺乳动物的分布格局（图 14.5）。从这个研究产生两个新的见解：第一，它们全部表明太

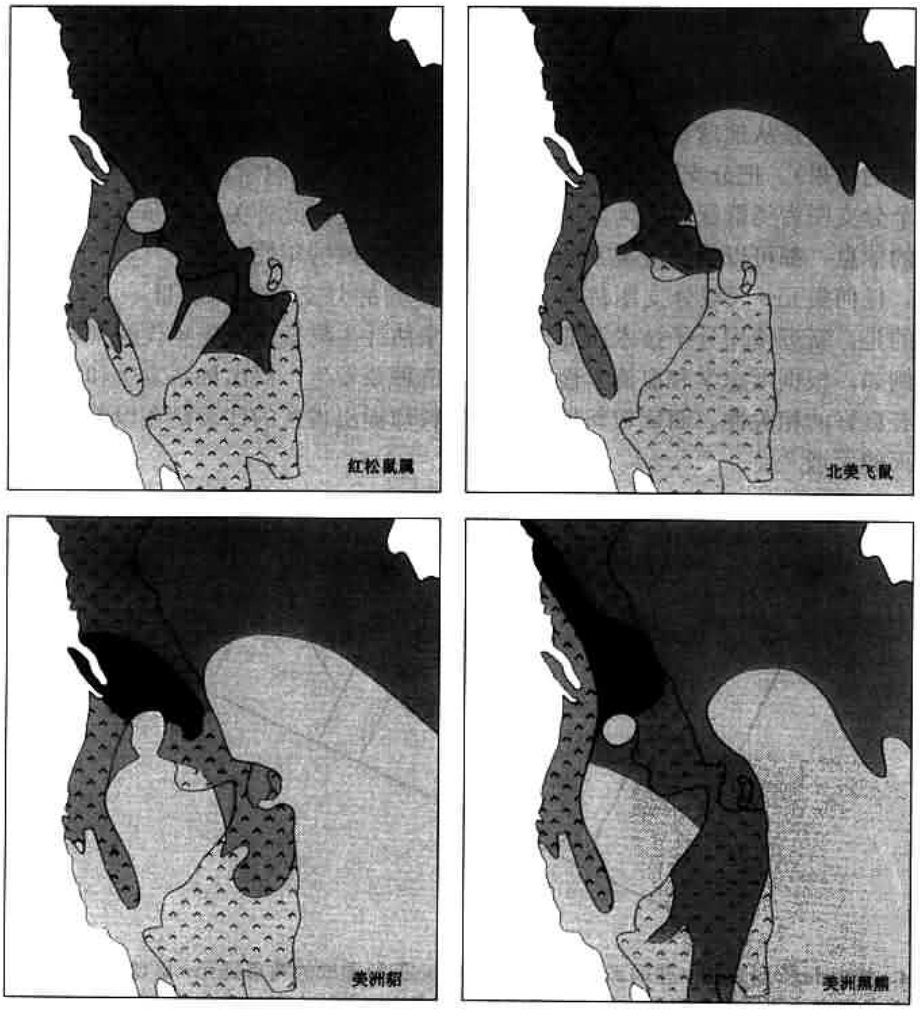


图 14.5 来自北美洲北方森林的四种哺乳动物的种系地理学结构说明了现行分类学和分子种系地理学的结果之间的差异。山脉以“∧”表示；太平洋沿岸世系的哺乳动物的分布区以淡灰色表示，大陆谱系的分布区以中度灰色表示，两个世系重叠的区域以深灰色表示。（依 Arbogast & Kenagy[11]）

平洋沿岸世系和大陆内部世系之间的遗传不连续性。在图 14.5 所示的三种情况下，这种不连续性存在于以前认为是单一物种的分布之内。仅仅在红松鼠属（*Tamasciurus*），不连续性被认为可以区分两个物种，即道格拉斯红松鼠（*T. douglasi*）和红松鼠（*T. hudsonicus*）。第二，两个世系中断的地理位置在全部类群中是相似的。这提示它们全都通过分替进化，对它们的分布区的一个片断化事件反应相似。化石记录和遗传证据都提示，这可能是与第四纪北方森林的周期片断化、收缩和扩展的事件相联系的。后来的扩展容许沿岸世系和大陆世系恢复接触，这时常导致它们的分布区重叠。在以前对这些类群的分析中这些见解无一是明显的，而在揭示最后几百万年的事件造成的生物地理格局上——与在地球历史上甚至更早的阶段里散布和分替的比较重要性有关，比较种系地理学有望发挥重要作用。

分支生物地理学

布伦丁把他的方法称为种系发生生物地理学，因为它的主焦点是在所研究类群的种系发生上，并且这通过由此产生的生物地理学含义的研究来检验。分支生物地理学颠倒了类元－区域分支图的含义，使用它考察它对所涉及区域的历史的意义，从假设区域只有独一无二的历史开始——那就是它不是区域联合的结果，也不是被各别的类元拓殖一次以上。

举例来说，英国的古生物学家科林·帕特森（Colin Patterson）[12]的研究包括了许多单系群的化石位置，并且表明了它们的类元－区域之间的有趣的平行和差异。在这些相同的地方，如同由山毛榉、摇蚊、木蝇亚科蝇类和许多其他类元表现的格局那样，这提示所有这些反映有关区域的关系和分离的顺序相同。因此，它们能够全部结合成一个单一的“一致类元－区域分支图”（图 14.6a）。在这种情况下，这个类元－区域分支图反映了板块构造运动的历史（参见图 8.3），联合古陆首先全部分开成为劳亚古陆和冈瓦纳古陆，而劳亚古陆后来分成北美洲和欧洲，并且冈瓦纳

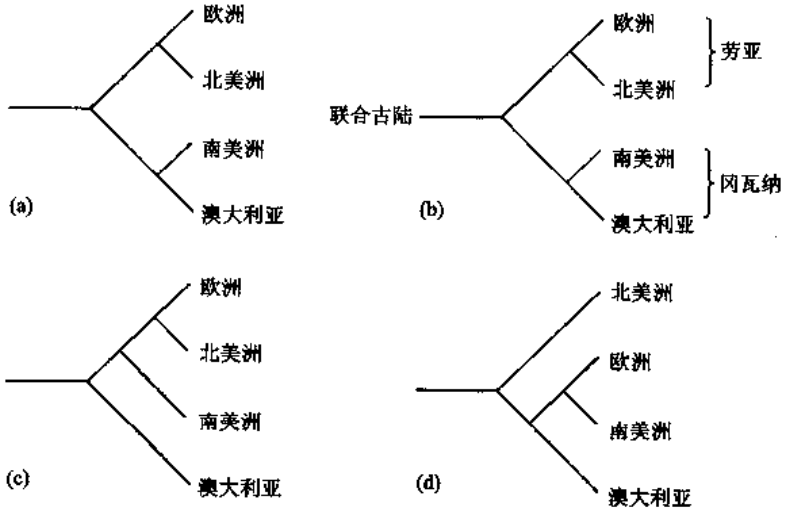


图 14.6　若干脊椎动物类群的区域分支图。(a) 山毛榉树、摇蚊、木蝇亚科蝇类等的一致区域分支图；(b) 大陆分裂的区域分支图；(c) 雨蛙科蛙类的区域分支图；(d) 食蚜蝇科蝇类的区域分支图。(依 Patterson[12])

大陆的碎片包括南美洲和澳大利亚——这就是为什么后来两个大陆表现特别密切的关系（图14.6b）。然而，雨蛙科蛙类的类元－区域分支图（图14.6c）表明南美洲居于北美洲和澳大利亚之间。这反映的事实是：与澳大利亚分开以后，南美洲和北美洲通过巴拿马地峡联系起来（参见图9.13），容许雨蛙科蛙类向北散布。食蚜蝇科蝇类的类元－区域分支图（图14.6d）不像其他的任何一个，提示它可能是不正确分类的结果。（类似于此的一类矛盾结果在科学可能是有价值的，因为它们可能揭示需要深入研究的区域。）科林·帕特森的方法也被称为“区域分支学”。

虽然在科林·帕特森的著作中，生物学和地质学事件之间的比较似乎表明一种满意的和令人信服的平行，但是如同上面提及的那样，现在分子技术的使用往往表明现代气候事件和物种形成之间的相似平行的假设是不正确的。

虽然不同的类元－区域分支图之间的重合可能提供有用的生物地理学信息，但是在使进化历史与地理历史有关的尝试中有许多可能的错误来源，如图14.7所示。例如，一个地理分替事件（一个区域分裂成两个部分）可能不会伴随着生物学的物种形成，因此同一个类元在一个以上区域存在（图14.7c）。如果分替时间造成的区域之一被晚近的散布所拓殖，那么见到的结果相同（图14.7d）。相反，同域物种形成不是由分替引起，可以在单个区域内发生，它因此含有一个以

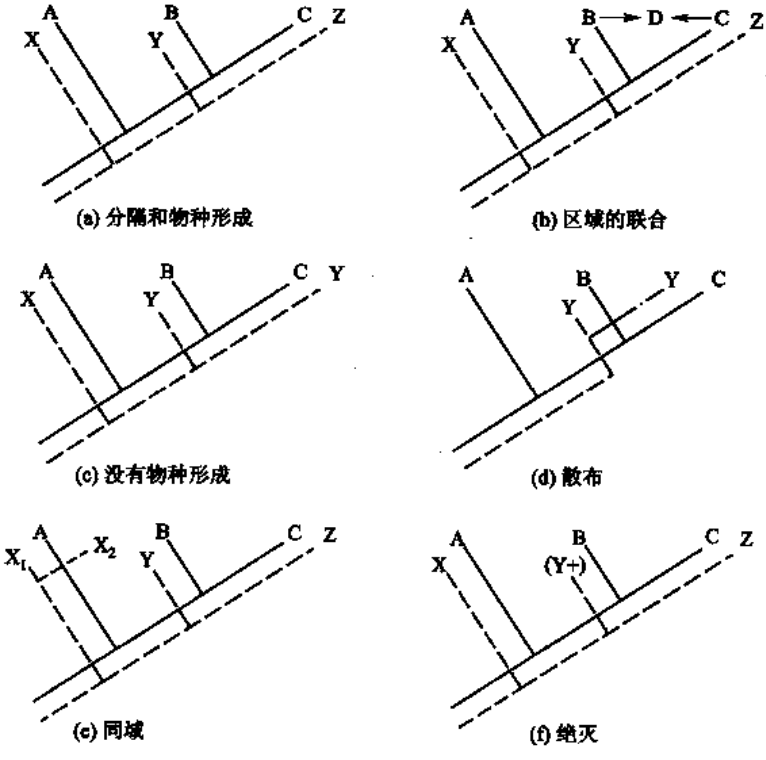


图14.7 区域的分离或联合的历史的分支图（实线）和相应的类元的进化的分支图（虚线）之间的可能关系 (a) 区域A、B、C彼此分离，并且有分离的类元（X、Y、Z）的进化伴随；(b) 区域B和C联合起来，因此形成的区域D含有类元Y和Z；(c) 区域B和C分离，但是类元Y没有分离成两个物种，并且因此是在两个区域存在的；(d) 类元Y从区域B散布到区域C，并且因此在两个区域都存在；(e) 在区域A中两个类元X_1和X_2同域进化的结果；(f) 在区域B中类元Y绝灭的结果。

上有关的类元（图 14.7e）。最后，类元之一可以变得绝灭，这也将改变表观的类元－区域分支图（图 14.7f）。因为类元－区域分支图是取决于生物学和地理学分析两者的，所以它们也可以被过去的陆地联合或分裂事件所扭曲。因此，一个今天明显单一的区域，可能包括生物学的和地理学的历史不同的亚区，例如东洋区由一度分离的印度和东南亚组成（见第 223 页）。

概括轨迹

有些生物地理学家，特别在南美洲，现在使用分支学解决一个类群的成员之间的关系，而后使用克罗伊扎特（Croizat）的确定轨迹的技术（见第 2 章，第 24－25 页），展现它们在特有性区域之间的关系。例如，阿根廷的生物学家胡安·莫罗内（Juan Morrone）和埃斯特拉·洛普若托（Estera Lopretto）[13]在研究南美洲南部的淡水虾的分布时使用了这个方法（图 14.8）。扩展到沿着太平洋的区域的格局可以解释为由于安第斯山脉升起产生的分替。

美国动物学家唐·罗森（Donn Rosen）[14]在他的加勒比海/中美洲地区的研究中，使用了

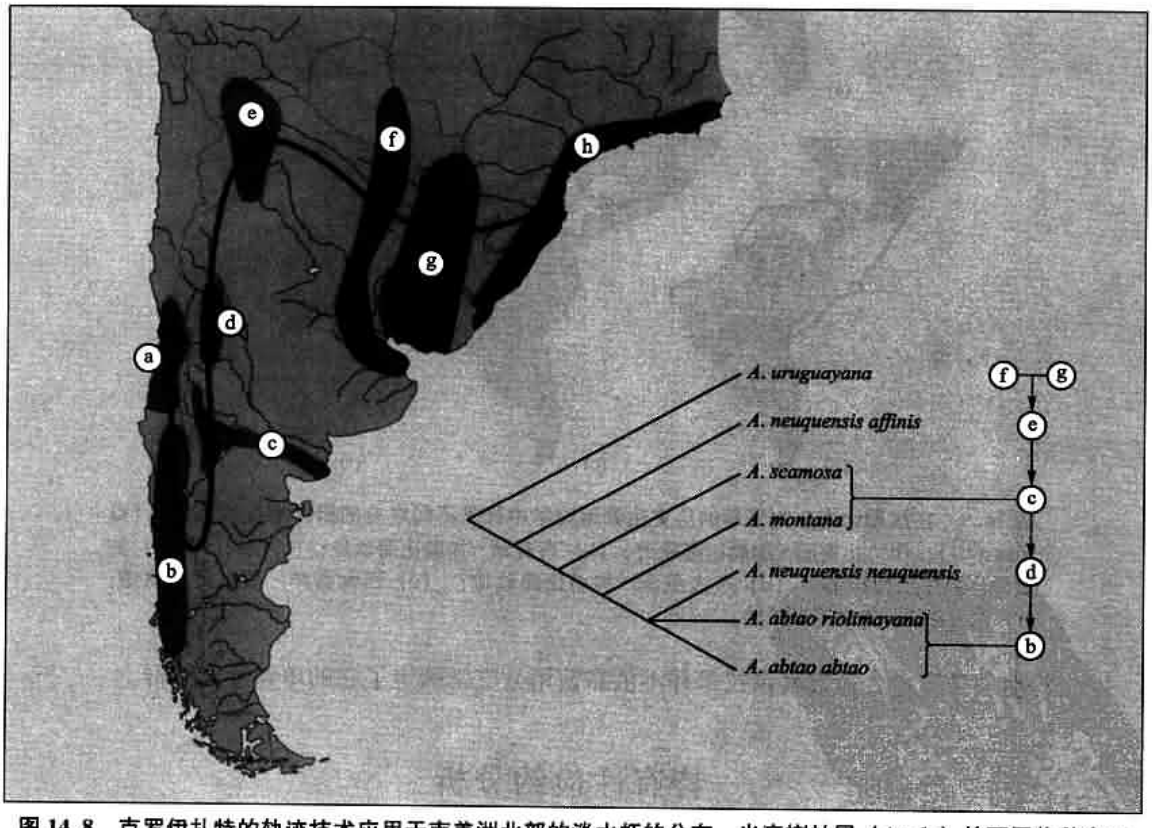


图 14.8　克罗伊扎特的轨迹技术应用于南美洲北部的淡水虾的分布。光亮蝲蛄属（*Aegla*）的不同物种今天见于分隔的阴影区域；箭头表示这些看来联系的路线。分支图表示在区域 b—g 见到的物种之间的分支关系，并且这在有关的其他物种和属的基础上延伸到区域 a 和 h。（依 Morrone & Lopretto[13]，经 Blackwell Publishing Ltd. 许可复制）

许多类群的分布格局推演一组概括轨迹，他把它们阐释为反映它的动物区系的过去的关系。这些轨迹中的两条反映它的陆地动物区系，有的与北美洲有关系，而其他的与南美洲有关系（图 14.9）两个其他格局反映加勒比海海洋动物区系与东太平洋、西大西洋和东大西洋的关系。然后，罗森试图整合这些资料与当时的加勒比海和巴拿马地峡的地质演化理论，为这个地区过去 1 亿 5 千万年历史提供一个分替模型。它是一种有趣的技术，但是他使用的类群的分类学是在分支方法出现以前做的，因此他发现类元的关系许多是不清楚的，并且把它们划归特殊的概括轨迹无可避免地是主观的。为了确定这样的格局而建立的时间范围，现代研究使用分支和分子方法证实罗森的工作，看它们的相似程度是有趣的。

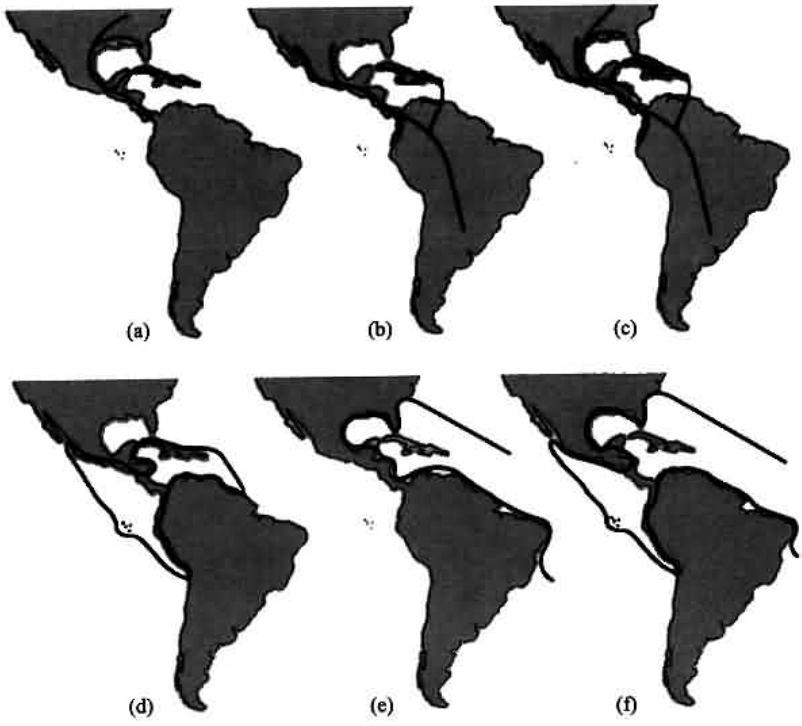


图 14.9 在加勒比海生物区系的历史生物地理学中代表不同成分的概括轨迹的概要。（自 Rosen[14]）。（a）北美洲－加勒比海轨迹；（b）南美洲－加勒比海轨迹；（c）（a）和（b）的重叠，围住加勒比海；（d）东太平洋－加勒比海轨迹；（e）西大西洋－东大西洋轨迹；（f）东太平洋－东大西洋轨迹。

生物地理学资料分析的其余技术并不依靠使用分支学确定了它的单系性的类群。

特有性俭约分析

这个生物地理学方法拿一个有关类元的类群的特有性格局作为它的出发点。（如果一个类元见于一个特殊区域并且不再见于别处的话，那它就是那里特有的。）因此区域是根据涉及的

类元至少有一个是它特有的来鉴别的。英国的古生物学家布赖恩·罗森（Brian Rosen）[15]使用俭约的方法，建立一个不同产地的造礁珊瑚之间的相似性的分支树，如果两个产地共有比较多的类元，那么它们是比较相似的，而如果它们共有类元比较少，则它们较少相似（图 14.10）。在两个产地之间比较密切的相似性，可能由比较大的生态相似性、或者由比较晚近的生物区系的联系引起。在这两种可能性之间选择，取决于所涉及的类群共有一个生态需求的有限分布区的程度（提示一种生态解释），或者广泛跨越多样环境的分布区（提示一种历史的解释）。这个方法称为特有性的俭约分析，往往缩略为 PAE。

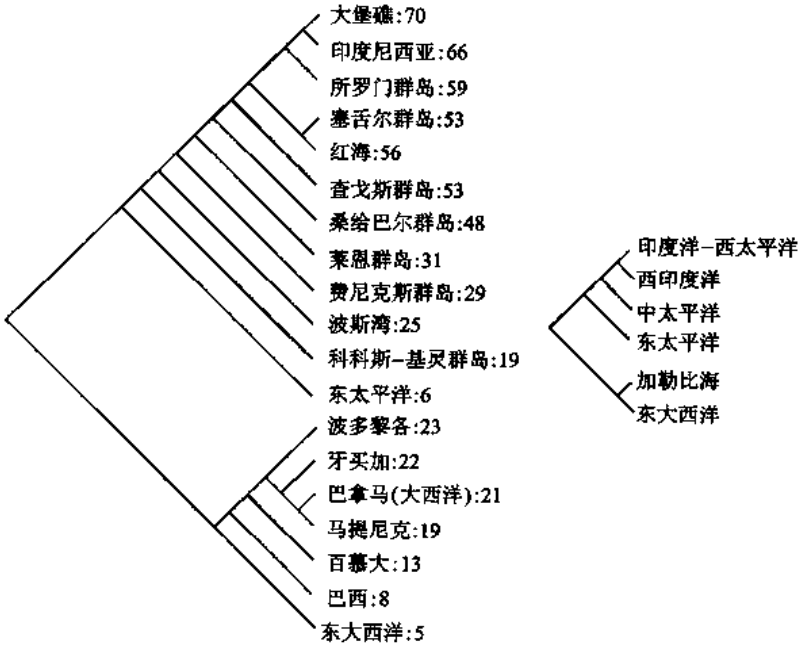


图 14.10　活的造礁珊瑚的产地分支图示于左侧。产地名称之后的数字表示这个产地与至少一个其他产地共有的属的数量。右侧的简化分支图说明了从详细的分支图显现的普遍的区域关系。（依 Rosen[15]）

考克大学学院（University College，Cork）的艾伦·迈尔斯（Alan Myers）利用 PAE 研究夏威夷的端足类（海洋甲壳动物的一个类型）的生物地理亲缘，它们有些生活在那里的造礁珊瑚中，而其他的生活在海洋藻类里[16]。他发现格局在时间上存在一种有趣交换。夏威夷的种与西南太平洋的种最密切有关，在西南太平洋有许多岛屿，可以起夏威夷类元来源的作用。但是夏威夷的属是与东太平洋和加勒比海的属最密切有关。平均起来，不同属的彼此趋异可能早于它们的不同物种的彼此趋异，因为它产生于表示属的比较众多或根本的性状，比产生于表示着物种的比较少或比较表面的性状，要用比较长久的进化过程。因此，夏威夷的属的亲缘看起来反映一个比较早的时期，在上新世巴拿马地峡完成以前，并且那时在东太平洋和加勒比海之间存在自由联系。

然而，PAE 与分支生物地理学共有许多前述缺点，却没有它能够使用它的组分的分类学的分支分析的优点，因此，新近受到了有力批评[17]。

特有性和更新世问题

现代和更新世生物地理学之间的关系的阐释提出了独特的问题。关于更新世分布的资料总量是十分可观的，并且比关于比较遥远的地质时期的大得多。生物本身通常与今天的生物是密切相似的，因此它们的生态适宜和散布方式是了解得好的。还有，在更新世之中和之后很少有显著的大规模地理变化，因此可以设想今天的大陆之间的联系是存在的——即使它们由于气候变化对于个别类群的潜力是不同的。但是那些气候变动是严酷的，影响世界生物区系的大部分，并且在一个比较短的时间幅度上引起它们的分布格局的大范围的变动。结果，发生的阐释问题的范围是与历史的古生物地理学的问题比较相似的，虽然我们关于生物本身的知识比生态生物地理学问题的知识有经验。

对里面有许多类元是特有的地区的鉴别，提供重建晚近的过去、更新世冰川时的区域生物地理学的一种可能方法。其生态适宜受这些气候变化负面影响的生物，可能发现它们以前连续的分布格局改变了。反之，它们被限制在仍然保持了这些生物需要的气候条件的、比较小的和可能分散的区域里。这种现象在北半球被认识已久，在那里这样的生物被认为是冰川孑遗（见第 75 页）。

比较新近，已经提出这个事件作为亚马孙河流域热带雨林不平行的生物区系多样性的可能解释。在 1969 年，美国动物学家于尔根·哈费尔（Jurgen Haffer）提出，许多亚马孙雨林鸟类表现出两个特征[18]。第一，有几个（大约 6 个）区域，各含有分布区有限和相似的特有物种的类聚，这些特有性中心总共包含大约 150 个鸟类物种，它们占亚马孙河流域森林鸟类动物区系的 25%。第二，在这些中心之间，哈费尔也发现特有性中心的有关物种杂交的地带的证据。他提出假说：在北半球冰川时期，特有性中心是始终高降雨的岛屿（因而是雨林的岛屿），被草原围绕（图 14.11）。许多鸟类物种能够在这些避难所里生存，它们在每个避难所里进化成为不同的物种。然而，在气候的改善已经容许森林和它的动物区系再次扩散到居间的草原上以前，它们还没有成为完全分离的物种。结果，当有关的物种再次相遇，它们仍旧能够杂交。亚马孙鸟类的特有性和杂交的相似格局，已由其他工作者在亚马孙蛙类、蜥蜴、蝶类和有花植物上发现。

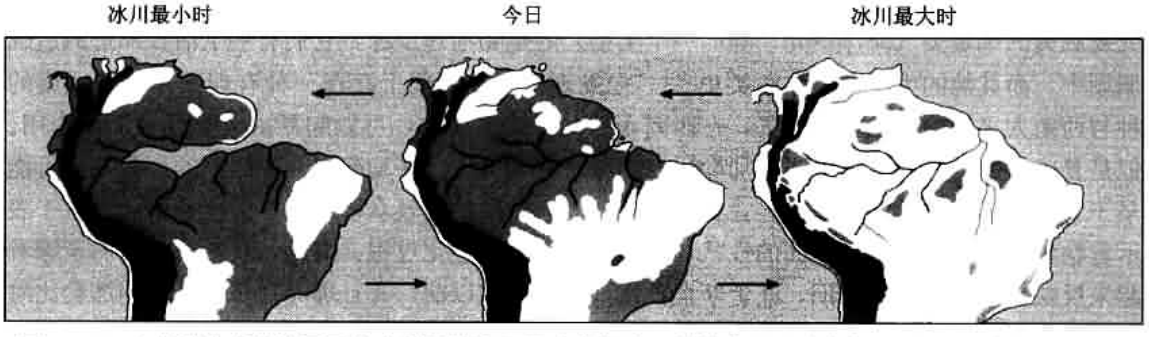


图 14.11 南美洲北部的地图示在冰川周期的不同阶段低地雨林的范围（浅灰色阴影）。深灰色区域代表 1 000 m以上的土地，而白色代表草原。海岸线作了调整以反映海平面的变化，但是为了方便比较，在全部 3 个地图上亚马孙河流域的格局保持不变。（依 Lynch[28]）

虽然他同意哈费尔的气候变化可以引起这些格局，英国的生态学家保罗·科林沃克斯(Paul Colinvaux)[19]提出它的性质是十分不同的。他指出，花粉记录表明郁闭森林在更新世时仍然是亚马孙河流域的优势环境，这并不支持哈费尔广泛的草原区域的建议。一种不同解释由冰川时期热带低地变冷到6℃的证据提出——它可以由如下事实解释：来自格陵兰和南极洲的冰芯资料表明，冰川时期二氧化碳的浓度仅仅是今天浓度的2/3，这可能造成"冰室"效应。科林沃克斯提出，这可能使来自比较高海拔的物种侵入巴西的热带低地。这在对应于哈费尔的避难所的高海拔区域是最显著的，在那里它被高度效应增大了，并且可能是这些寒冷的、二氧化碳不足的区域里分替物种形成的原因。不过，亚马孙河流域是巨大的（大约是美国大陆的大小），并且如果一个以上的过程在流域的不同部分或者不同时间运作，那是不令人惊奇的。

通过点绘属于不同类群的许多南美洲物种的繁殖分布区，保罗·缪勒（Paul Müller）发现这些物种在一个或几个比较小的区域交叠[20]。他提出，那些区域是这些物种在冰川时代所局限、而后来随着气候改善从那里散布的中心。然而，科林沃克斯对哈费尔的理论的批评，也大体适用于缪勒的理论。

莱奥诺拉·科斯塔（Leonora Costa）[21]对在亚马孙地区森林、大西洋沿岸分隔的森林和居间区域中生活的小哺乳动物的11个单系群的比较种系地理学（见上）的考察，与这些问题有关联。她发现啮齿类和负鼠的11个不同世系的多样化的时间大有不同，但是它们有许多远比更新世古老。这不仅提示这些进化事件不是与更新世事件密切有关的，而且它们也不可能是由任何单独的地区性事件造成的。这本身又提醒我们，尝试确定根本的单一因子作为许多结果的原因的自然科学冲动时常可能误导我们，尤其是在这个巨大的地区有它的复杂历史和生态的情况下。

泛生物地理学"新西兰学派"

从利昂·克罗伊扎特的著作起源的这个历史生物地理学方法的背景和形成，已在第2章（第23—25页）中说明。克罗伊扎特集中在现生生物的分布格局，而对化石记录的含义或者地理或气候格局的变化注意不多。因此，他的"概括轨迹"直接联系类元在它里面分布的今日区域。结果，尽管许多生物现在见于亚洲和北美洲的温带地区，而且知道在冰川时代到来以前它们也生活在西伯利亚和阿拉斯加，克罗伊扎特的概括轨迹直接穿过北太平洋（那里这些陆生类群可能从未存在过），而不是围绕和穿过大陆的区域，而在那些区域中它们以前生活过是知道的。

克罗伊扎特的方法的这个方面，比较晚近由一群主要是新西兰的生物地理学家比如R. 克劳[22]所强调，他们尤其要求轨迹应当是"最小生成图形或树"，其中不同的产地是由最短的可能的系列直线连通的。这些轨迹穿越印度洋或太平洋盆地，并且因此被视为与这些洋盆有关的分布格局的集合的例子。这些集合被称为"大洋基线"（图14.12），并且这些泛生物地理学家相信，这个系统比常规的大陆动物地理学的和植物地理学的区有用和重要。然而，与在主要大陆上进化和多样化了的生物数量相比，或者与在板块构造运动提供南、北美洲之间或欧洲、亚洲和非洲之间新的陆地路径时从大陆到大陆散布的生物数量相比，越洋分布格局中可能涉及的生物的数量是不重要的。用来表征经典的生物地理区的，正是这个大体稳定的生物区系，并且

使用这些范围广泛和多样的资料，而非偶然的、假说的越洋事件作为生物地理学的基础，是远为实际的。

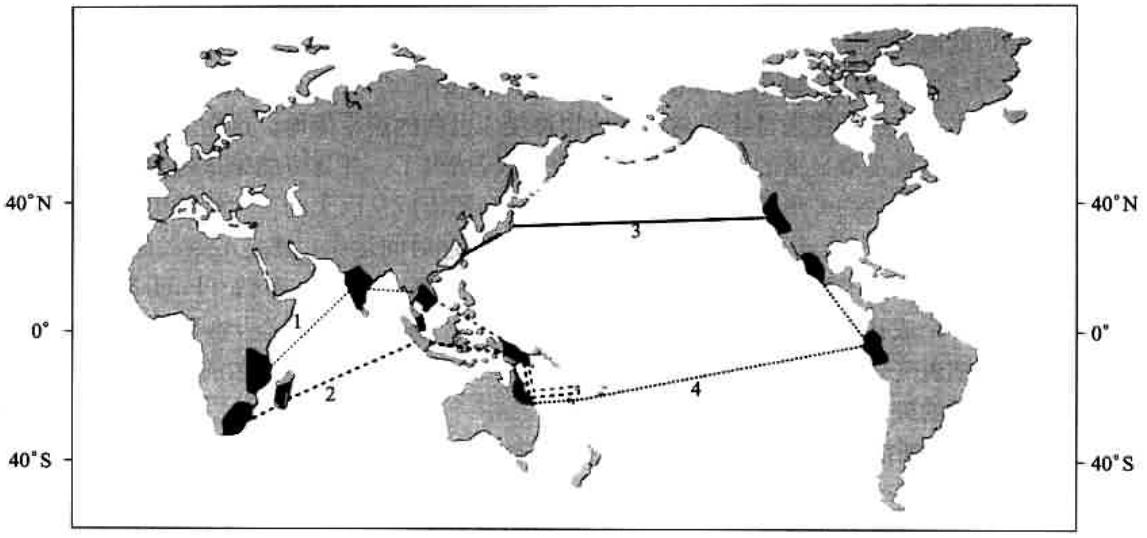


图 14.12 克劳的泛生物地理学方法。轨迹联系见到有关类元的区域（深色），轨迹 1 和 2 横越印度洋，并且代表印度洋基线的例子，而轨迹 3 和 4 详细的代表一个太平洋基线的例子。（依 Craw[22]）

这个泛生物地理学方法，也把一个类元在数量、遗传型或形态学上最多样的区域看做有关那个特定类元的轨迹从它辐射的中心——一个危险的假设（见第 345 页）。这个泛生物地理学派也忽视越来越详细了解在地质时间上地球的地理变化的方法，这使得非常难以检验他们的理论。这个学派的整个历史和发展新近因为一位泛生物地理学家的反驳[24]，受到了严格的评论[23]。

他的现代支持者有的（例如[4]）也采用克罗伊扎特宣称的观点“地球和生物一起演化”。然而，这提示一方的变化总是与另一方的变化相关——一种危险的过分简单化。有些进化变化只是生物创新的结果（例如，哺乳动物的有袋类和有胎盘类的世系，见专栏 8.2）。虽然这些进化变化可以导致分布格局的变化，通过分布区的扩展和（或）绝灭与置换，这些变化与任何环境的或“地球”事件是毫无关系的。

今天，太平洋含有许多火山岛弧，海底在那里进入地球而消失。地质学家发现了证据，因为澳大利亚向北移动了，它与这些岛弧的一部分发生了碰撞，并且把它们并入新几内亚及其邻近岛屿的北部的组构。有的泛生物地理学家（例如[25]）相信，许多动物的分布反映这个地质事件，并且它们在碰撞前业已沿着岛弧分布起来了。它们现在的分布，依照这个理论，因此是一种“诺亚方舟”事件的结果（参见第 342 页），其中活的生物作为旅客携带在移动着的岛屿上（图 14.13）。然而，这些火山岛通常是小而短命的，并且如蝉和风鸟这样的动物散布能力非常可怜，而它们沿着这样一种海岛链散布是十分不可能的。它们的分布倒可能反映他们的生态适宜，新几内亚多个区域有这些先前岛屿的贡献，土壤和环境不同于其余区域并且受到这些动物的青睐。

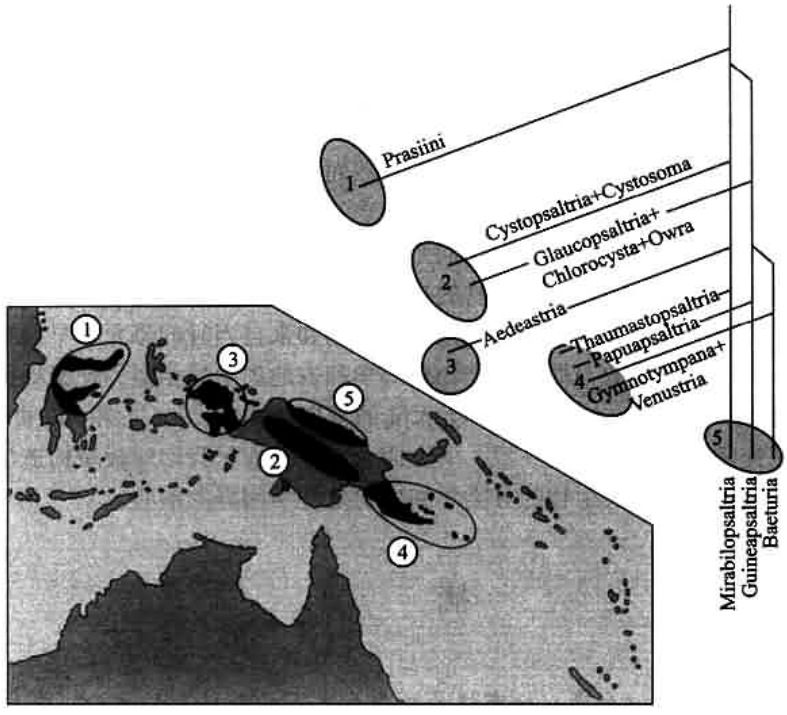


图 14.13　蝉类进化的分支学阐释和它们在一些太平洋岛屿的分布之间的关系。提出了在分支图上命名的蝉类的科较早占据了一个岛弧上的区域 1～5，岛弧然后与现在发现这些科的新几内亚及其邻近岛屿的多个部分（编号的阴影的区域）碰撞。（依 de Boer & Duffels[29]，经 Elsevier 许可复制）

古地理学

在分析单一陆块以内现生生物的地理学时，不同产地的生物区系的比较可以基于可靠的资料：通过检查或者实验，我们能够确定什么物种生活在那里，在什么生活条件下，它在散布上多好或多差。生物区系往往包括生物的宽广的分布区，因此如果我们把一个特定的物种鉴定错了，或者如果它的散布能力是不平常的，那不是太大一回事。生物本身也提供大量资料，可以用来构建分支种系发生或者特有性的格局。然后，我们能够使用所有这些资料，提出地理关系的过去格局，或者检验根据地质学提出的特殊的地理格局。如果这些类群之一有任何化石亲属的话，这可以帮助证明或者反证这样一种理论。但是理论将是以现生生物不是以化石为基础的，因为我们关于这些现生生物的知识比我们关于过去的知识好得多。

在大陆间相互关系的更大的范围里，它们的地理关系在过去 5 000 万年里变化不多，在优势的陆生类群的分布格局上的变化也不大。结果，不存在与现行的地理相矛盾的生物地理格局的许多例子。美洲大交流提供了这种状况的有趣例外，因为在新生代的 6 500 万年的大部分时间，北美洲和南美洲的哺乳动物区系之间的总体不相似，就已使生物地理学家相信两个大陆之间的巴拿马地峡联系是比较新近起源的（见第 232－234 页）。

对现生类群遥远的祖先或者古代的、完全绝灭的类群的历史生物地理学的理解，是更加困难的，因为资料是更加有限的。它们往往包括一个大的地质时期，那时地球的地理是根本不同于今天的地理的，并且涉及的生态、散布能力和种系发生关系是不完全知道的。这些过去的格局，比如二叠纪－石炭纪的植物地理格局（见第191－192页），在历史上是重要的，促使认识大陆在过去可能改变了它们的位置和相互关系。然而，化石类群的历史生物地理学的分析，比较频繁地取决于历史古地理学的理论提供时间和空间的单位，在单位之间的生物区系的比较可以提供对地质学家的理论的支持。如果我们要确定古代生物生活其内的陆地区域，需要知道有关的板块构造运动和有关的陆缘浅海生物的扩散和后撤。例如，在北半球存在叫做亚美古陆和欧美古陆的两个分离的晚白垩纪陆块，是由地质证据和来自当时的恐龙、早期哺乳动物和植物孢子的分布的证据共同提出的，而来自生物地理学和古地理学的相似的证据提出，最早的二叠纪－石炭纪陆地脊椎动物似乎被限制在欧美大陆的早期版本中[26]（见第192页）。来自两个完全不同的科学探究领域的资料如此一致，一方面大大地增加了我们对板块构造学说的可靠性的信心，另一方面增强了对绝灭生物的分类学和生物地理学阐释的信心。

摘　要

1. 今天关于新的间断（分离）分布格局的产生方式的最根本的争论，发生在更喜欢分替解释（其中阻限发生在一个存在着的类元的分布格局以内）的那些人和更喜欢原始的类元克服了一个存在着的阻限的解释的那些人之间。

2. 类元间关系的分支分析的有力技术已使用在分析生物地理格局的许多不同的方法——种系发生生物地理学、分支（或区域）生物地理学、种系地理学、概括轨迹的构建中。

3. 一些其他技术依靠特有性的格局，而泛生物地理学的新西兰学派依靠今天的分布格局。

4. 遥远过去的分布格局分析，需要使用来自板块构造和来自化石生物的进化地位或分布的、有关过去的动物区系、植物区系和气候的资料。

5. 因为这些技术的目标之一是揭示可以指示过去的不平常事件的异常性，因为所有这些技术都有它们自己的限制，所以（尽可能）应用一种以上技术往往是有用的。结果的一致性将加强结果的阐释，而差异将突出需要深入考虑的领域。

扩充读物

Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988.

参考文献

1 Rosen BR. Biogeographical patterns: a perceptual overview. In: Myers AA, Giller PS,

eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988: 23-55.

2 McKenna MC. Sweepstakes, filters, corridors, Noah's arks and beached Viking funeral ships in paleobiogeography. In: Tarling DH, Runcorn SK, eds. *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, Vol. I. London: Academic Press, 1973: 295-308.

3 McKenna MC. Fossil mammals and Early Eocene North Atlantic land continuity. *Ann Missouri Bot Garden* 1975; 62: 335-53.

4 Ebach MC, Humphries CJ. Ontology of biogeography. *J Biogeogr* 2003; 30: 959-62.

5 Perrie LR, Brownsey PJ, Lockhart PJ, Brown EA, Large MF. Biogeography of temperate Australasian *Polystichum* ferns as inferred from chloroplast sequence and AFLP. *J Biogeogr* 2003; 30: 1729-36.

6 Trewick SA. Molecular evidence for dispersal rather than vicariance as the origin of flightless insect species on the Chatham Islands, New Zealand. *J Biogeogr* 2000; 27: 1189-200.

7 Sanmartin I. Dispersal vs. vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera). *J Biogeogr* 2003; 30: 1883-97.

8 Hausdorf B. Biogeography of the Limacoidea *sensu lato* (Gastropoda: Stylommatophora): vicariance events and long-distance dispersal. *J Biogeogr* 2000; 27: 379-90.

9 Brundin LZ. Phylogenetic biogeography. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988: 343-69.

10 Noonan BP. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? *J Biogeogr* 2000; 27: 1245-9.

11 Arbogast B, Kenagy GJ. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *J Biogeogr* 2001; 28: 819-25.

12 Patterson C. Methods of paleobiogeography. In: Nelson G, Rosen DE, eds. *Vicariance Biogeography: A Critique*. New York: Columbia University Press, 1981: 446-89.

13 Morrone JJ, Lopretto EC. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea; Malacostraca) in southern South America; a panbiogeographical approach. *J Biogeogr* 1994; 21: 97-109.

14 Rosen DE. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst Zool* 1975; 24: 431-64.

15 Rosen BR. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988: 437-81.

16 Myers AA. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecol Biogeogr Lett* 1990; 1: 24-9.

17 Brooks DR, van Veller MGP. Critique of parsimony analysis of endemicity as a method of historical biogeography. *J Biogeogr* 2003; 30: 819-25.

18 Haffer J. Speciation of Amazonian forest birds. *Science* 1969; 165: 131-7.

19 Colinvaux PA, De Oliveira PE. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 2001; 166: 51-63.

20 Müller P. *The Dispersal Centres of Terrestrial Vertebrates in the Neotropical Region*. The

Hague: Dr W. Junk, 1973.

21 Costa LP. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J Biogeogr* 2003; 30: 71-86.

22 Craw R. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988: 405-35.

23 Cox CB. From generalized tracks to ocean basins—how useful is panbiogeography? *J Biogeogr* 1998; 25: 813-28.

24 Grehan J. Panbiogeography from tracks to ocean basins: evolving perspectives. *J Biogeogr* 2001; 28: 413-29.

25 Heads M. Regional patterns of biodiversity in New Guinea animals. *J Biogeogr* 2002; 29: 285-94.

26 Cox CB. Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *J Biogeogr* 1974; 1: 75-94.

27 Funk VA, Wagner WL. Biogeographic patterns in the Hawaiian islands. In: WL Wagner, VA Funk, eds. *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hotspot Archipelago*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1995.

28 Lynch JD. Refugia. In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography*. London: Chapman & Hall, 1988: 311-42.

29 de Boer AJ, Duffels JP. Historical biogeography of the cicadas of Wallacea, New Guinea and the West Pacific: a geotectonic explanation. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 1996; 124: 153-77.

已审阅
子居 11-02-25, 17:24

第15章 预示未来

生物地理学是或者应该是一门预见性的科学。我们已在前面各章说明，分析动、植物分布的现行格局的生态和历史的原因是可能的。很明显，如果我们要了解为什么生物见于它们所在的地方，为什么地球的有些部分物种比其他部分丰富，我们就需要知道它们生理的和生境的许多需要，它们与其他物种的相互作用，还有它们的进化历史。在地质上，地球晚近的历史在气候方面是特别动荡的，并且对物种的分布格局和在自然界见到的物种之间的联合——群落都有深刻的作用。

在所有这些研究的末了必定问的问题是，为了预见未来，了解这些格局怎样产生，是否为我们提供了我们所需要的东西。我们观察到全球环境变化在我们的周围加速，物种、生态系统、群落和生物群系将对这种变化做出怎样的反应，我们要从过去和现在外推到将来，并且做正确的规划，现在是装备比较精良了吗？

然而，生物地理学规划的精度受我们预见变化本身的方向和速度的能力限制。全球变暖会继续吗？以怎样的速度呢？植被和土壤的反应会产生某种反馈机制吗？而且这种机制会是正的还是负的呢？温度和降水的全球格局会改变吗？海平面会上升吗？如果这样的话，多快呢？森林的砍伐和人为诱发的荒漠化格局会以它们现在的速度继续吗？栖息地的片断化会怎样影响物种对变化的反应、打断它们的种群移动呢？长期的污染问题，诸如氮和硫的化合物排放进大气里，会产生植物和动物不得不在其中适应和（或）改变它们的分布的新环境吗？

这些问题目前大多数在积极研究之中，并且还没有任何简单的答案。因为不能确定地预见未来的气候和条件，所以很明显，现生生物的生物地理学反应必定还是一个科学上朦胧不清的领域，但给出研究进行的方向和已知气候事件的可能后果的一般指示还是可能的。

人类种群

有关地球、它的生境和它的野生动物的任何预见，必定是根据我们关于人类未来的规划。我们在第11章中看到，智人怎样从末次冰川活动中出现，并且带着已经成为人类文化一部分的驯化的动、植物一起，扩散到世界的那些尚未占据的部分。我们的物种立马成为有全球性影响的物种，因此我们的星球的未来密切联系着我们的种群的未来和我们对地球资源的需要。当气候在冰川结束时开始改善，在这个星球上大概不到2000万人，而且可能少于200万。农业和定居提供了比较可靠的食物基础，种群开始扩张。到8000年后，在公元开始时，世界人口可能约为10亿的1/4（2亿5000万）[1]。到1650年，人口从这个数字翻倍，到了10亿的一半，并且在1830年前后达到第一个10亿。从此时起，爆炸真正地开始了，在1930年超过了第二个10亿。到1974年，人口翻番到40亿，并且在新千年之际见证地球上人口超过60亿。在我们现在这一代以前，从未有任何人会声称世界人口在他们的有生之年翻倍。改进的农业、

病虫害防治和全部之中最重要的医药进步，包括长寿和婴儿死亡率减少，全都有助于这种人口爆炸。

人类种群的增长不能无限制地继续。如同一切动物、植物和微生物种群那样，它最终会受资源耗竭、或者疾病和寄生虫、或者一些社会因素比如战争的限制。人口增长的速度业已开始下降，因此爆炸的高峰已经过去（大约在1965—1975年某时），但是增长速度仍旧是快的，并且如果人口要稳定的话必须下降更多。由光合作用固定的能量是我们的食物来源，也是这个星球的主要资源之一，很快将被开发到它的极限。据计算，1986年人类消费、喂养他们的家养动物、用于其他目的、或者转向其他用途，大约是地球初级生产力的40%[2]。因为我们在生产性的植物一度生长的地方建设了城镇，而且人类活动浪费了土地，损失的生产包括在这个数字中。这个数字用来证明初级生产力资源是十分有限的，而人口的再翻番对这个星球的食物生产能力将是严峻的考验。

我们寄托于这个星球的部分需要，来自于我们的部分食物依靠家养动物。正因为我们的种群已经迅速扩展，我们的家养动物的种群也同样扩展。例如，鸡的种群在1981年和1991年之间翻番，达到170亿只。现在地球上每个人至少有3只鸡。我们的大食草动物诸如牛、绵羊和山羊，估计有43亿头。虽然我们在数量上超过这些家畜，但是它们的生物量比这个星球的整个人类种群大。因为它们全都消费初级生产（其中有的完全适合于人类消费，像谷类），所以分明是我们的家养动物增添了我们加到这个星球上的资源的压力。

食物不是能够限制人类种群的惟一资源；水也是一种必不可少的重要日需品，并处在供应短缺中。淡水对我们个人使用、作物灌溉、家养动物和工业也是至关重要的。据估计，我们业已消耗了地球的陆地淡水径流量的大约54%[3]。10亿以上人业已缺少得到清洁饮用水的机会，并且估计有24亿人卫生环境不合适[4]。当然，海洋拥有丰富的水，但是脱盐需要能量，而能量也是一种供应有限的资源。化石燃料是一种不可更新的资源，而可更新的能源，如波浪、风力和太阳能，目前只是看做一种补充，而不是对不可更新的能源的可能替代。某些元素甚至可能证明限制人类的发育和人口的增长，如磷，它以相对低的浓度存在于大部分岩石中，可是活的有机体包括人类的磷需要量相对大。

给定人类面临的限制，紧迫的问题是地球能够养活多少人？一切生态系统对任何特定物种都有一个容量，并且超过这个值的任何物种注定在它能够稳定以前要下降。人类业已超过地球对我们物种的容量了吗？或者我们还有一点扩展空间吗？很大部分取决于我们对生活的期望性质。如果地球上的每个人得到北美洲和欧洲的发达国家能够得到的生活质量和丰富资源，那么地球大概不能够维持人类现在的人口。如果每个人都成为素食者，并且减少他们每天的卡路里摄入和对水的过量要求，那么不仅能够支持我们现在的人口，而且能够扩大。由于所有这些多样的因素，估计到2050年人类种群在80～120亿之间变动。大多数人口统计学家同意，现在人口量的翻番必定接近或者超过地球容纳量的极限[5]，除非在资源利用技术上大有进步。

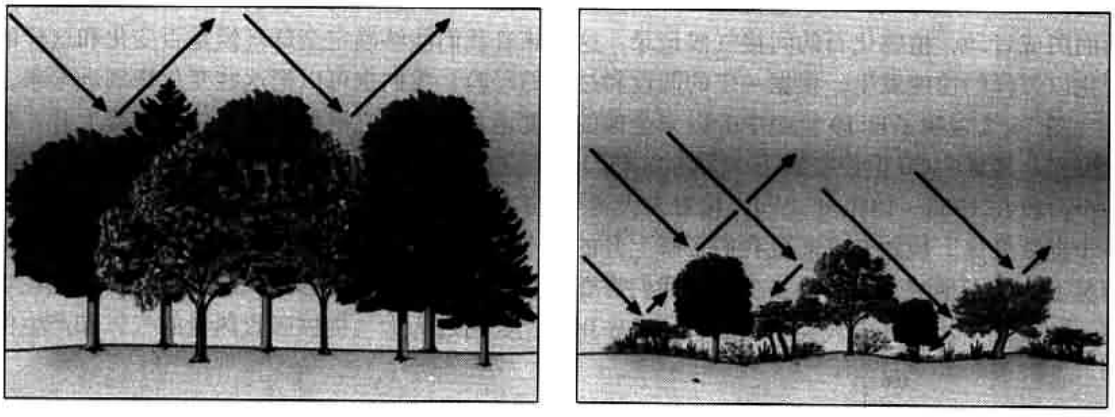
人类种群的规模、增长率、广泛分布和对全球资源的需求，不可避免地对地球整个生物圈产生影响。通过清除自然植被和为他们的农作植物和放牧动物创造合适的条件方面的活动，人类改变了这个行星的面貌。植被变化改变了地球表面的辐射平衡，因为不同类型的植被反射所得的太阳辐射的程度不同[6]。表面的反射率是用它的反照率测度的（专栏15.1）。

农业增加了土地表面的反射率（专栏15.1），并且在晚近几个世纪中人们越来越多地迁入

城市，进一步增加了我们对全球反照率的影响[7]。混凝土的表面有大约 0.2 的反照率。这和统一的植被覆盖没有多大不同，但是柏油路吸收比较多的能量，反照率少于 0.1。总体上，城市吸收的热量比同等面积的植被多。城市在吸收太阳能比较多之外，也产生热量。

概念专栏 15.1 反照率

反照率是一个反射性的指数。它的最高值为 1.0，意味着进入的辐射全部被反射；例如，新雪的反照率为 0.95。所有的植被类型吸收的辐射能量都比雪多，但是它的反照率则依它的表面的性质而异。一个均匀的落叶林的林冠反照率大约为 0.2，而一个针叶林林冠大约有 0.15 的值，因为它的颜色比较深，吸收比较多的入射能量。当一个均匀的林冠被扰动破坏和片断化，比如为农业和放牧而砍伐的区域，造成的复杂格局比原始均匀的表面吸收比较多的太阳能。例如，在一个森林里砍伐能够起阳光陷阱的作用，能量在其中各层之间反射，吸收更多（图 15.1）。被破坏的林冠可能有大约 0.1 的反照率。然而，一旦整个森林被垦殖，并且被作物比如小麦取代，或者被牧场草地取代，均匀的植冠重新得到原来的森林的反射性，并且有大约 0.25 的反照率。作为过度放牧的结果，草地被裸露的土壤或沙取代，把反照率提升到 0.35 和 0.45 之间。这样，当我们在一个大陆的或者全球的范围上考虑人类的农业活动，它们对地球的能量预算的影响是深远的。



(a) (b)

图 15.1 （a）森林的反照率（反射性）在它被部分清除而林冠变得破碎时减少了；（b）辐射的能量在采伐迹地内被俘获，代替了被均匀的林冠反射。

城市是能量的渗井（汇），能量丰富的原料比如化石燃料被运进城市，并且在机器、汽车和电站中燃烧，供应支持着城市活动的工作。这些原料的化学能转换成运动和工作的动能，是一个导致热释放进环境的低效率过程。用于家庭和办公室的空间加热的附加热量，也渗漏进周围大气中，造成城市小气候往往高于周围地区 4℃或更多。随着城市化的进展，城市小气候的总量，尤其在世界的人口高密度部分，如北美洲、中国、印度和欧洲，在一个大陆的规模上改变了气候，特别是它们帮助了减少每日的温度变化的普遍趋势。夜晚热量从城市辐射，导致白

天和夜晚之间温度的差异比较小。已经证明城市对这种趋势的贡献多大是难以确定的，但是新近的模型[8]提出，大约这种趋势的一半可以由城市扩张解释，而城市对全球变暖的总贡献可能高达每年 0.27℃。

植被的破坏和化石燃料能量的消耗，还有在反照率变化和城市的局部加热之外的后果。无论活的、死的和化石的植物材料，在燃烧或被微生物氧化时，复杂的有机分子转化成了二氧化碳气体进入大气。二氧化碳气体以及人类活动的其他产物——如甲烷、一氧化二氮、臭氧和氯氟碳——有吸收波长长的热能的性质，而让波长短的光能通过。它在大气中的积累导致热量被地球保持——所谓“温室效应”。所有的植被破坏因此能够帮助这种形式的全球变暖。虽然化石燃料燃烧被正确地看做目前大气二氧化碳浓度上升趋势的主要来源，但是在许多发展中国家，木材作为一种能源的燃烧可能贡献了这种趋势的 17%之多[8]。在热带雨林[9]和发达国家比如澳大利亚和美国的城市的郊区周围的农村边缘，与人类的活动相连的森林火灾在频率上都不断增加。不仅在改变世界的植被上，而且在改变它的大气，并且可能在改变它的气候上，火都必须被看做一个重要因素。

变化中的气候

全世界的气象学记录可以回溯到 20 世纪或更早，因而全球气候的趋势现在能够不用求助于前面几章描述的代替办法进行证明。当我们有丰富的直接资料时，我们不必指望氧同位素纵断面图或者动、植物化石的间接气候记录。这意味着我们能够确定全球气候是否变化和这样的变化以怎样的速度发生。根据一定的假设和过去的经验，我们也可以把这些变化规划进未来。

图 15.2 表明了自 19 世纪中叶以来全球的温度记录，并且它清楚地表明总的趋势上升。毫无疑问，地球在 20 世纪变暖了（大约 0.6℃）。把这种温度增加分解成两大阶段是可能的，第一个阶段在 1900～1940 年之间，接着是大约 30 年的一个相当稳定的高台，然后从 1970 年进一步继续升高。规划未来需要我们了解上升的根本原因。或许它是自然循环的一部分，在那种情况下，为了预测它的下一步变动，我们需要了解这种循环的详细形式。或者，也许我们在观察一种气候变化，其中人类活动起着显著作用，比如通过为大气提供吸收热量的气体和产生保

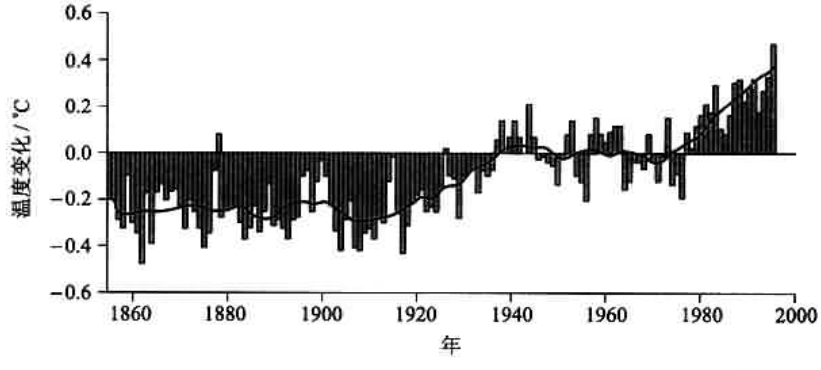


图 15.2 相对于 1951－1980 年的平均值，过去 130 年全球组合的海面和空气的平均温度。

温毯或“温室”效应。

气象学家对采用第二种解释是小心的，直到充分探究了备选解释。如果我们考察太阳辐照度的变化[11]，它代表在这种时间范围上气候变化的一种可能解释（图 15.3）。我们发现一种格局，它大致遵循观察到的全球温度的变化。太阳辐照度取决于太阳黑子的多少（太阳黑子数量高导致比较低的辐照度），并且关于这些的可靠历史记录几乎可以回溯 400 年。已知太阳黑子呈现一种规则的 11 年的周期，并且这在图解中是明显的，但是有重大意义的是长期的变化是如此密切地遵循温度曲线。太阳辐照度可能影响全球气候的精确机制仍旧不清楚；可能涉及高层大气的臭氧生产。不论什么机制，预测未来气候必须考虑太阳推动力的可能性。

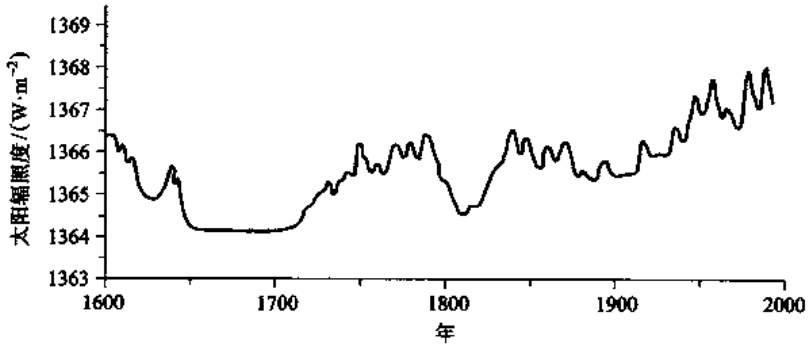


图 15.3 根据太阳黑子数量的历史记录得到的过去 400 年的太阳辐照度的变化（自 Lean *et al.*[11]）

另一方面，许多气候学者相信争论很多的温室变暖，现在是作为人类把二氧化碳、臭氧、甲烷、氯氟碳、氮氧化物和其他红外吸收气体注入大气的结果发生的。如果真是如此，那么预测必须考虑到未来这些气体产量的趋势。但是这种图景将被人类生产的其他废气复杂化，比如二氧化硫，它被释放进大气，并且有相反的作用，可以导致某种程度的变冷。于是，预测需要考虑我们产生的所有气体污染物以及它们在将来可能增加还是减少。一个国际科学家小组（政府间气候变化专门委员会，the Intergovermental Panel on Climate Change，IPCC）调查气候变化和人类在这个过程中的作用的证据，在许多小心的争论和分析以后，最终得出结论：“证据的平衡提示人类对全球气候有分辨得出的影响”。这是一个科学家集体十分有力的陈述，并且它被南半球和北半球不同程度的温度上升与它们各自的气体和气溶胶产量的关系的详细研究所证实[12]。这些结果意味着有关未来地球气候的任何预测都必须考虑人类活动。

给定涉及的所有自然的和人类的变量，未来仍然有些不可预测，那也是不足为奇的。然而，在一些假设的基础上确定许多事件，而后随着时间和气候的变化对假设进行检验，那是可能的。图 15.4 给出外推未来全球温度的两种情况的例子。一种是简单地根据温室气体继续输入大气，而下面的曲线加上其他污染物的额外影响，比如二氧化硫将缓解温度的上升。现在看来，下面的曲线证明是一个更好的模型，与观察到的温度上升相一致。

甚至在预测了全球温度变化之时，仍然有许多深一层的问题，诸如温度上升的地理变异、随之发生的对云的覆盖格局和降水的影响、对风暴频率的影响，它们全部有生物地理学意义。目前的规划提出高纬度变暖将比其他地区快[13]，那将强烈影响苔原生境。计算机模拟的模型表明，海面温度的上升将增加西北太平洋流域台风强度[14]。一个将影响世界的大部分气候的

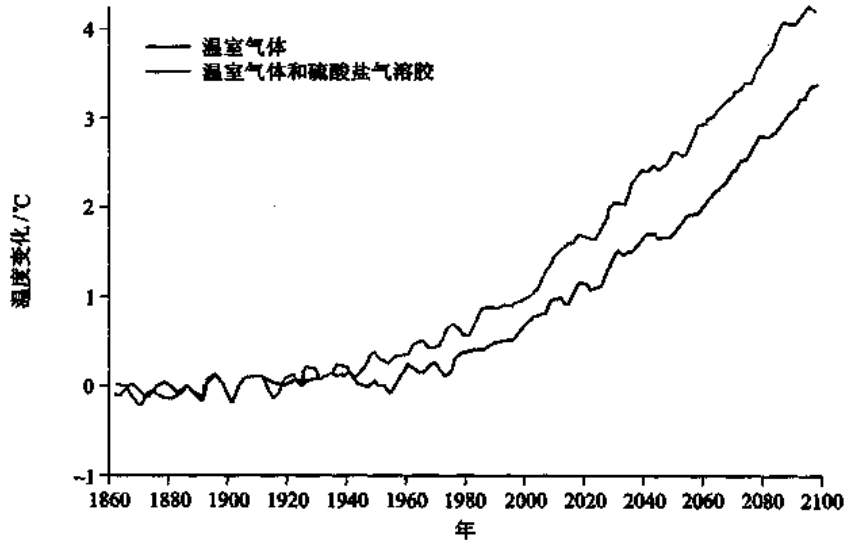


图 15.4 用单独考虑温室气体的生产和结合考虑温室气体和硫酸盐气溶胶的生产的模型计算的全球表面气温。观察的温度值遵循下面的曲线，因此它应该被看做未来发展的一个比较可靠的预报。

问题是，全球温度变化是否将影响赤道太平洋地区的厄尔尼诺现象的频率和强度。近些年已经表明，在东太平洋的这种定期的暖水的形成可以有广泛的反响，时常有灾难性的后果，从印度尼西亚到加利福尼亚和秘鲁，而且可能更广泛。对 1997—1998 年的厄尔尼诺作了十分仔细的研究和模拟，但是这些事件的未来仍旧是不确定的[15]。

全球变暖，尤其是如果它集中在高纬度，可以预期将引起南极洲冰帽周围的冰盖的融化和破裂。观察提示，这个过程实际已经开始了。在过去的 50 年里南极的半岛周围已有相当的冰盖后撤[16]。来自英国南极考察队的工作者已经得到结论：月平均温度 $-2.5℃$ 是融化的阈值；高于此温度，融化是十分迅速的。融化发生的夏季天数自 20 世纪 70 年代以每年多大约一天的速度增加，因而冰盖崩溃是迅速的，正如一系列卫星照片证明的那样[17]。这种融化的一个明显结果是全球海平面上升，并且已经发展了许多模型来预报上升有多大和可能有多快。问题是这将取决于全球温度上升的模型，而如同我们看到的那样，模型本身仍然值得怀疑。一个新近的估计[18]根据所有这些变量的严格考虑，提出我们可以预期在 1990 年和 2100 年之间，全球的海平面将上升 20 cm（大约 8 英寸），并且是由冰川和格陵兰的冰帽的融化引起。在这个模型中，南极的冰帽将对全球的海平面没有贡献，因为升高的大气温度将引起该地区额外的降水，并且这将作为新的冰积累在冰帽上。南极洲冰负载的增加将实际抵偿格陵兰冰帽的融化，使得作为冰川融化的结果海洋仅仅升高大约 13 cm。因此，就海平面而论，结果仍然是不确定的。

也许与海洋相关联的更为严重的潜在问题，是海洋热盐循环——运输带（图 5.10）——中断的可能性，它传送热量到世界各地，并且它的循环机制依靠海水盐度和密度上的精细变化。全球温度的变化和引起的来自冰融化的额外的淡水输入，可以中断这些水团的运动，正如在当前变暖早期的幼多瓣木事件中那样（见第 260 页）。在这个平衡中北大西洋是一个关键区域，

并且格陵兰的冰帽和欧洲北部的冰川的融化，能够证明在停止运输运动和导致来自北极的极前冰水向南伸展，甚至存在着可能引发另一个冰川时代的机会。

我们沿着目前的温室气体生产和全球变暖的道路走，多远达到热盐循环的转折点难以精确预测，但是由来自瑞士伯尔尼大学的托马斯·斯托克（Thomas Stocker）和安德烈亚斯·施密特纳（Andreas Schmittner）[19]开发的一个模型提出，如果在下一个一百年大气二氧化碳水平（从它目前大约 360 ppm 的水平）上升到750 ppm，它将导致海洋运输带完全关闭。二氧化碳的缓慢上升会导致海洋循环减慢，但是不可能关闭它。这种类型的模型将由未来几年的观测结果测试，但是作为海洋变化的结果，全球变暖能够导致局部变冷到极端水平的可能性，不能忽视。

一个已经受到注意的、与气候变化有关的深入话题是极端天气事件的可能性，比如风暴、飓风和异常的豪雨导致洪水的频率可能在增加。如同所有环境变化的话题那样，如果我们要评估今天的条件和趋势，重要的是知道过去的格局。一条途径是研究湖泊沉积物，核对过去侵蚀沉积物的高负载进入盆地的次数。对美国西北部的许多湖盆的分析，揭示了全新世时一个不同的侵蚀事件的格局[20]。在过去的 12 000 年间，增加了的风暴频率有 4 次高峰，分别在过去的 11 900、9 100、5 800 和 2 600 年。风暴事件有各延长大约一千年的趋势。这些数字有一种规则性：它们提示北大西洋地区大约每 3 000 年风暴频率增加，并且我们在走近下一个高峰。这个观察使极端天气事件目前明显增加的解释复杂化。我们不能设想，这样的发展是人类活动的或者一般全球变暖的一个结果。

氮和硫超负荷

碳不是被人类的活动打乱、有潜在的全球后果的惟一元素循环。氮化合物被释放进环境，既出于有心的为庄稼施肥的打算，也出于无心的作为工业流程和化石燃料燃烧的副产品。如同在全球气候变化的情况中那样，目前在大气中以及地球的土壤和水中氮化合物的超负荷，可以导致广泛的生物地理学反应。硫的氧化物也在有机物质的燃烧中作为废物产生，而这些也有产生影响的高度可能性[21]。在图 15.5 所示的瑞典南部的例子中，给出了硫在大气中的负荷在增长的一个指示。

硫长期被认为是有效的杀真菌剂，硫酸铜是“波尔多合剂”的基础，长期用于治疗栽培植物的真菌病原体。硫在大气和降雨中增加将影响土壤中和植物表面上的微生物种群。过去几年，在城市区域二氧化硫污染的附带效应之一是玫瑰的叶斑多度和霉病的减少。新近硫排放的减少（图 15.5），作为清洁空气立法的一个战果，业已逐渐引起温带城市中一度熟悉的枯萎病因这些真菌而再现。

硫对分解作用过程的效应不总是容易观察到的，但是由绿藻和真菌组分结合形成的地衣以一种显著方式对硫的水平升高作出了反应。附生的物种（生长在乔木和灌木的桠枝上的物种）已证明特别敏感，并且地衣分布的调查提供了目前没有化学资料可用的有关地区大气硫的可靠信息。在意大利的威尼托（Veneto）区的一个研究区域中，甚至证明了地衣的生物多样性与肺癌的发生率相关[22]，但是解释这种类型的相关是充满困难的，并且要精确决定怎样能够解

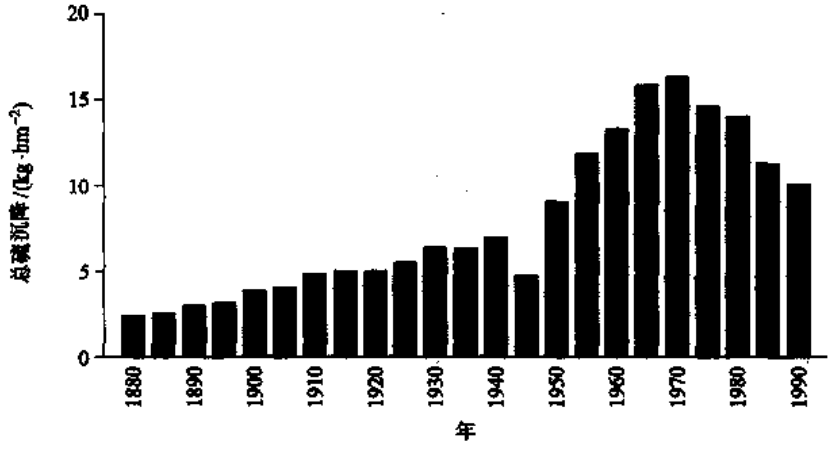


图 15.5 计算得到的瑞典南部一个区域过去 120 年的大气硫沉降。(资料来自 Mylona，由 Lee 引用[21])

释这种联系还有许多工作要做。因此，植物和动物的特定物种的物理需要和限度，能使我们把它们作为环境条件的生物指示器使用。

也从地衣以外的植物记录了它们受硫的伤害。硫对多种泥炭藓（*Sphagnum* spp.）的影响在污染区域是严重的，导致植被破坏和因此的泥炭地的侵蚀。不列颠的奔宁山脉的南部是这种状况特别严重的一个例子，泥炭藓没有时，侵蚀的泥炭地大扩展，并且重新拓殖和“治理”的能力有限。这实在是长时期的硫污染历史的结果的确证，是由一次实验提供的，实验中稀释溶液中的二硫化铁被喷洒在北威尔士的一个未污染的泥沼中生长的泥炭藓上；这导致泥炭藓盖层在一年以内完全破坏。

另一方面，人们可以假定氮化合物对植被的影响可能是有益于植物生长，在天然供应贫乏的地方提升它的生长。一般而言，这大概是成立的，但是它意味着氮天然贫乏的那些生态系统被额外的氮投入大大改观。石楠地和酸性草原生态系统，它们的土壤通常氮含量低，氮的添加将有利于需氮植物物种，提升它们的生长和产生一个比较高生物量的生态系统，其中顽强的和竞争性的物种可以排挤独特的石楠地植物区系和动物区系。石楠地的消失在荷兰是明显的，在那里优势的植物帚石楠（*Calluna vugaris*）受到不利影响。火烧石楠地是一种传统的管理方法，起保持低氮水平的作用（大部分氮在烟雾中作为氮的氧化物损失了），但是氮化合物的空气输入对这种管理实践起对抗作用。

在瑞典的亚北极地带，含氮化合物的空气输入也破坏植物群落，刺激禾草比如一种拂子茅（*Calamagrostis lapponica*）的生长，并且导致高禾草植冠遮盖苔原的表征性矮小灌木群落[23]。在高北极，那里需氮禾草是不存在的，多瓣木（图 10.18）开始受惠于空气输入，并且生长比较快[24]，但是继续提高氮的供应最终导致植物在冬天的损伤。

在温带森林，近年来过多的氮可能引起了乔木加快生长，并且可能造成其他元素比如镁限制了进一步生长。在森林中观察到的退化症候和广泛将其归罪于“酸雨”（它本身部分地是大气中氮氧化物的结果），可能由这类受刺激的生长以及导致叶子变黄和其他问题的元素限制所造成[25]。这样的氮吸收可能直接从空气和落到叶子上的水获得，以多半与水体接受洗涤进入的氮而成为藻类快速生长的生境相同的方式，导致快速生长，接着死亡、腐烂和去氧[26]。富

营养化正在成为一切种类的生态系统中的一个经济的和自然保护的全球问题。

其他污染物

在碳、氮和硫以外，许多其他的化学物质作为人类活动的一个结果已在生物圈中比较丰富，并且它们有些对活的生物的生理、生态、生物地理学有影响。例如，臭氧是一种气体，是由与汽车发动机的燃烧产物有关的光化学反应产生的。臭氧是包裹着地球的平流层的宝贵组分，形成一个保护层，过滤掉紫外线辐射，但是当靠近地球表面产生时，它对植物和动物都有害。它是一种极端活泼的氧化剂，因此它能够刺激动物的呼吸系统的衬垫物。受气喘和支气管炎之苦的人类对它的效应特别敏感。在植物中，暴露在臭氧中受到的伤害是肉眼可见的，并且在加利福尼亚首先描述时被称为“烟雾伤害”。光合作用的色素叶绿素受臭氧暴露的伤害，并且叶子因损害而稀疏或者甚至可以死亡，正如白三叶草的情况那样。虽然以这种方式失去的叶子往往很快被替代，但是长期暴露导致植物总体生产力的损失；对有些森林的研究提示损失可能达到10%[27]。庄稼植物受影响，如同许多野生植物物种一样，虽然有些物种和有些变种比另一些耐受。臭氧污染在全世界的许多城市都正在成为一种与日俱增的威胁，甚至在寒温带区域，气候变化（以及小颗粒减少引起的比较清洁的空气）在那里正在带来比较高的日光强度。在长时期里，长期暴露将影响植物群落中竞争的格局和遗传型的选择。

工业的发展造成了对原材料不断增长的需求，包括许多金属，当它们以高浓度存在于环境中时是有毒的。在罗马时代，金属开采是生活的一个重要的方面，据估计每年从罗马帝国提取15 000 吨铜，还有 100 000 吨铅和 10 000 吨锌，目前全球的需要是约 8 000 万吨铜、3 000 万吨铅和 6 500 万吨锌[28]。此外有对镍、锡、镉和汞的高度需求。所有这些金属的提取、提纯和处置，导致世界大气、土壤及淡水与盐水的污染，而野生动物能暴露于这些介质中。当许多植物和动物被这些污染物损害，有的物种和有的生态系统似乎能够积累重金属，并且可能提供环境净化和恢复的一种手段。在把它们释放回环境中之前，芦苇层和水生大型植物被用来过滤受采矿废物污染的水[29]。矿渣堆废弃之后缓慢地重新生长植被，在煤矸石堆的恢复中可以种植耐污染的物种和变种，比如北美乔松（*Pinus strobus*）。

采矿在继续发展。在 1970 年和 2000 年之间，全世界建筑和工业矿物的总提取量从 40 亿吨翻番到 80 亿吨。新的工业导致对矿物的新需求，比如对铌铁矿－钽铁矿的需求的扩大，那是因为电子工业用于元件受话器电容的制造。在刚果共和国，这些矿物开采的发展造成了奥卡皮保护区（Okapi Reserve）和卡胡兹－贝嗨（Kahuzi－Biega）国家公园的许多扰动和破坏，结果在该地区低地大猩猩 80%以上种群消失。采矿废渣的处置往往比提取危害更大，尤其是在那些矿物和金属含量很低的情况下。例如，铁矿含大约 40%的金属，而铝矿含大约 20%。但是铜矿含有小于 1%的铜，而金矿的含金量甚至可能低到 0.000 33%，因此开采这些金属成比例地产生十分大量的废物。加拿大的矿山产生的废物是全部加拿大城市合计产生的废物的 60 倍。更加有效的采矿技术可能有助于减少废弃物处理问题，但是在一个长时期里必须更加依赖再循环利用元素[31]。

全球变化的生物地理后果

如果生物地理学确实要成为一门预见性的学科，那么我们需要发展实验、分析和建造模型的方法，使我们能够估计由给定的气候或其他变化引起的个别物种的分布区的变化、群落组成的变化和生物群落的地理范围的变化。这不是一项容易的任务，尤其因为未来条件的物理预测，如同我们已经见到的那样，它们本身是试验性的。

最简单的办法是，从一个单一的物种或许甚至从一个物种的单一种群对人工诱发的变化的反应的实验开始。这种类型的工作基本上是应用生理学中的练习，并且是了解生物地理学反应过程的起点。

例如，一个简单的实验将是，在两倍于正常的二氧化碳水平的条件下栽培一个特定的植物物种，并且比较它的生长与在目前条件下达到的生长。对许多植物物种进行了这个类型的实验，既有 C_3 物种，也有 C_4 物种。取一个普通的 C_3 野草物种比如藜（*Chenopodium album*）[32]。在目前大气中二氧化碳水平（360×10^{-6}）下的一个生长实验中，这种植物现在的每克植物组织在生长过程中每天能增加重量 0.22 g。这个类型的测度叫做相对生长率，并且就容许个体大小不同的植物之间比较而言是一个测量生长的方便办法。当二氧化碳质量分数从 360×10^{-6} 上升到 700×10^{-6}，藜的相对生长率变成现在的每克植物组织每天增重 1.08g。这对一年生 C_3 植物是一个相当典型的数字，并且由光合作用是受植物能够通过它的气孔积累碳的速度的限制这个事实来解释的。提高大气中的二氧化碳，意味着它能够比较快地固定碳，因此生长比较迅速。C_4 物种（见第 84 页）在收集低浓度的二氧化碳上是比较有效的，因此它们一般对上升水平反应不那么强烈，这意味着我们可以冒险作出 C_3 物种在一个温室世界里将获得超过 C_4 物种的好处，并且把它们的分布区扩展到目前由 C_4 物种占据的分布区的预测。或许两个类群的物种在大平原地区的平衡线（图 4.22）将向南移动。另一方面，C_4 物种倾向于在比较高的温度下生长得更好，因此这可以抵偿到某种程度。

我们最重要的一些庄稼植物，尤其在温带，是 C_3 和 C_4 禾草，包括小麦、大麦和玉米。这些植物的生产力可能因更多的二氧化碳和更高的温度而增加吗？更高的温度可能将有利于 C_4 物种，像玉米和甘蔗，但是更高的二氧化碳，如同我们看到的那样，将特别有利于 C_3 物种，比如小麦和大麦。现在，玉米能够在英国种植，仅仅为了牲畜的食物作为青贮饲料作物。在那个区域的相对凉爽湿润的夏季籽粒成熟是差的，因为成熟需要在基础温度 10℃以上的 850℃ · d（10℃以上的度数乘以经历这些温度的日数）。如果这个平均温度上升 3℃，就只有苏格兰的极北不会适合于籽粒玉米的种植了[33]。

在美国，温度增加 3℃和降水增加 8 cm（3 英寸）将引起谷物带向东北移动到大湖周围[33]。在澳大利亚，大陆东部业已有小麦因更加温暖的条件及随之而来的霜冻减少而生产力提高的指示[34]。如图 15.6 所示，图中产量与昼夜温度范围的减少相比较，一种比较统一的条件的表达，温度白天高与夜晚低的变异比较小（注意温度范围的标尺颠倒）。然而，不仅谷物生产和成熟，而且谷物的质量也可以受温度升高的影响。来自澳大利亚的另外一些研究表明，当小麦麦粒在高温（超过 30℃）下产生时，它对面包生产比较不合适，因为面团的强度降低了，这可能对食品生产的质量有严重的影响。

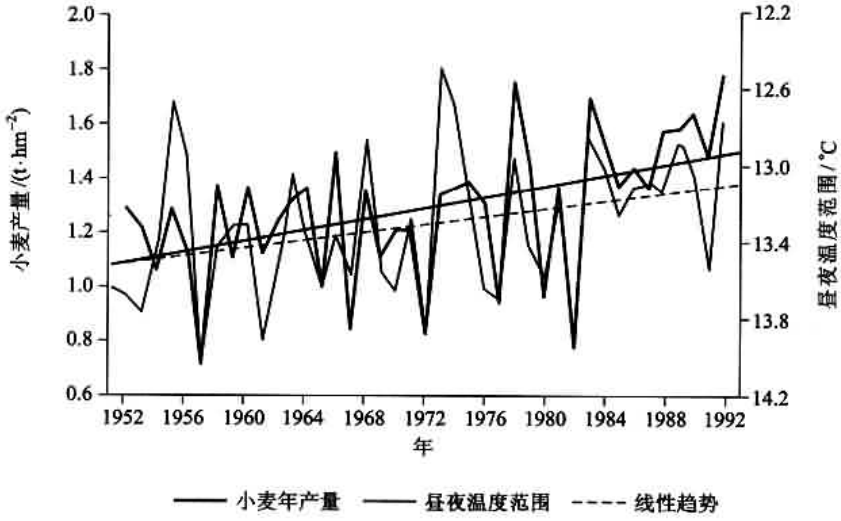


图 15.6 澳大利亚小麦平均产量的历史记录以及线性趋势。也显示同期昼夜温度变异的记录，温度轴颠倒过来以便较为容易比较。产量的增加多半可能由于白天的温度变异性随着霜冻减少而减少。(自 Nichols[34])

有关最适温度的类似实验信息也能够产生有关未来的物种分布区的一定预测。例如，北美山毛榉（*Fagus grandifolia*）的情况可能就是这样的（图 15.7）[35]。考虑了两个可能事件，

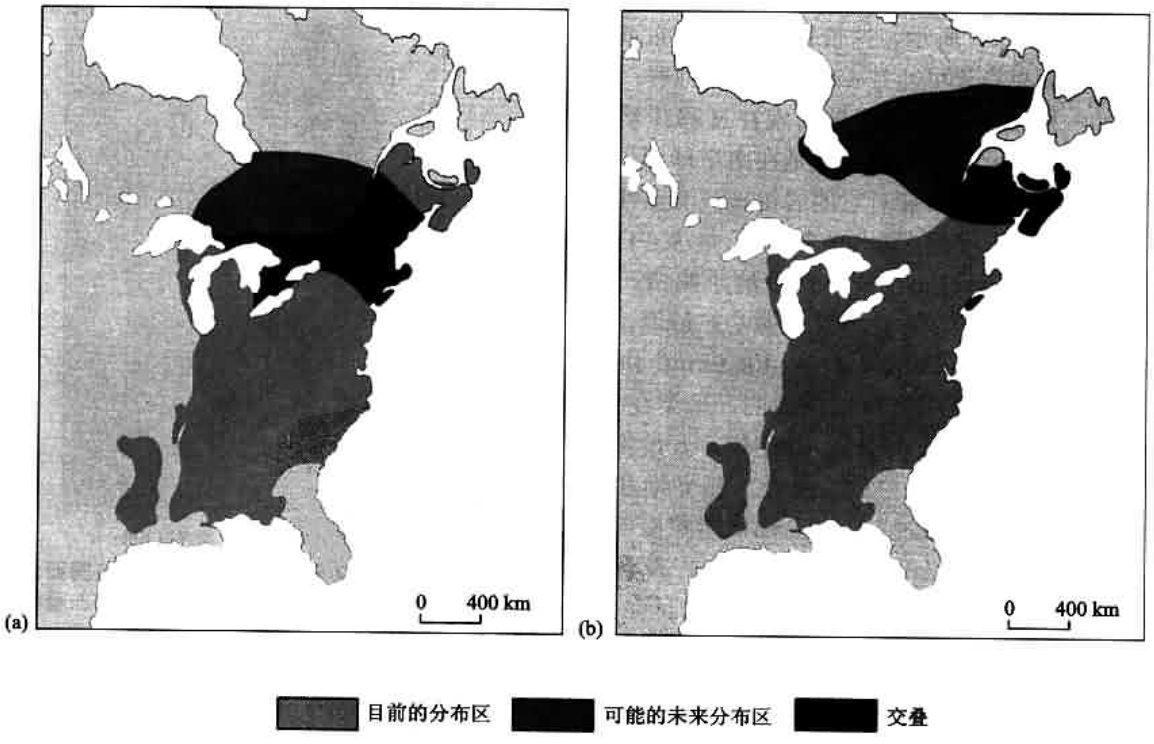


图 15.7 规划的北美山毛榉分布区在 (a) 较不严重和 (b) 比较严重的两个温室事件中的变化。(自 Roberts[35])

但是两者都表明分布格局对较高温度的反应是向北移动。在过程的另一端，物种从它们以前成功的区域后撤，在某些产地业已明显。例如，在美国东北部红云杉（*Picea rubens*）在它的大部分分布区减少，并且被认为自从20世纪的前半期已在衰退之中。已经提出[36]这种变化是对平均的周年温度和夏季温度普遍增加的反应。

然而，这个论证可能是太简单了。它设想植物和动物栖居在“气候层”（climate envelopes）中，并且当气候变化时生物的分布将随之改变。现实世界可能是比较复杂的，因为我们不得不考虑其他物种的反应，它们有的可能证明在新的条件集合下更有竞争性。扩散进入新的区域将受到某种阻限的妨碍，不论人为的、比如物种不能穿越的农业用地建设，还是天然的、以山脉或水的形式的阻限。做了一些建立小规模的实验系统反映这些相互作用的尝试，并且它们确认生物地理学预测的任何气候层方法是很缺少真实性的[37]。

当然，我们能够考察物种分布区的目前变化，并观察自然界中由于条件变化实际发生了什么。这里的问题是，我们不可能总是在这样的分布区变化中查明有关的精确原因。它是对气候变化还是对某种别的看不见的因子（比如人类的这种或那种形式的影响）的反应呢？这样的一个例子是来自北美洲西海岸的卡尔西顿蝴蝶（*Euphydryas editha*）。来自圣巴巴拉（Santa Barbara）加利福尼亚大学的卡米尔·帕尔梅桑（Camille Parmesan）[38]研究了这种蝴蝶的分布区和命运，并且发现了甚至没有任何显著的人类影响的不同范围变化格局。给定作为整体的物种的气候分布区，人们会预测随着温度升高，在南方和低纬度的种群比在北方或高纬度的种群可能更容易绝灭。如图15.8所示，这恰恰是寻找的东西。墨西哥种群变得绝灭可能是4倍于加拿大种群。

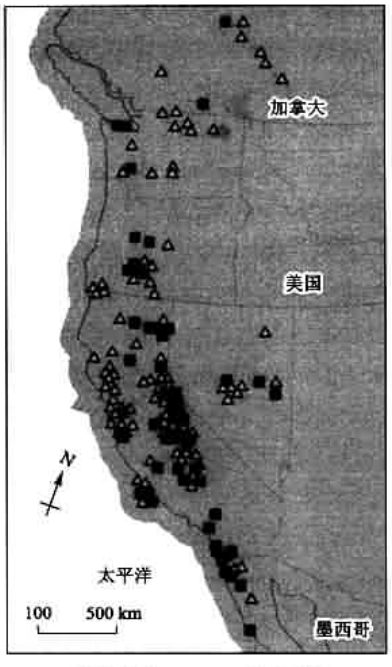


图15.8 1992年和1996年之间在美国西北部进行的一次数量调查中记录的卡尔西顿蝴蝶（*Euphydryas editha*）种群（白色三角）。过去记录的但是不再含有蝴蝶的生境，由带叉号的方块表示。大多数局部绝灭发生在南方和低纬度的生境，大概反映晚近气候变化的影响。（自Parmesan[38]）

一种比较复杂的情景出现在迁移生物中。例如，一种在北半球繁殖、但是在南半球度过它的非繁殖期的鸟类，可能对它的居留地或者路线中间的环境变化比较敏感。一个例子是灰白喉林雀（*Sylvia communis*），一种食虫的小鸣禽，在欧洲繁殖，在西非过冬，途中穿越撒哈拉沙漠。英国鸟类学信托学会（British Trust for Ornithology）做的繁殖地点的正规多度记录表明，鸟类在20世纪60年代种群解体，持续到80年代才开始恢复（图15.9）。或许它最危险的活动是去越冬地和从那里返回的迁徙途中通过撒哈拉，而撒哈拉南部的撒哈尔地区的降水记录的调查（图15.10）表明，20世纪60年代整个后期降水明显减少，并且在20世纪80年代后期才有所恢复。虽然相关论证是危险的，但是气候变化对迁移中的鸟类造成比较大的胁迫，种群下降是与它有关的，这为之提供十分强有力的环境证据。

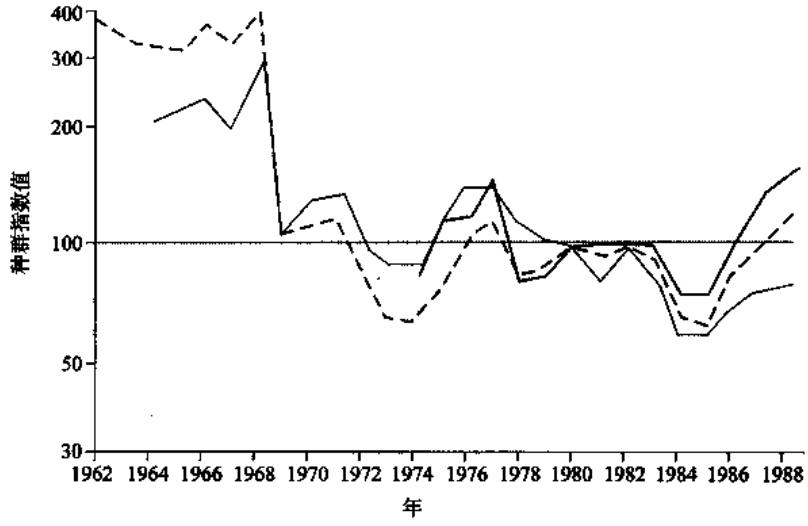


图 15.9　1962—1988 年之间在不列颠群岛的一种食虫的迁徙鸟类灰白喉林雀（*Sylvia communus*）的种群密度的变异（指数以对数表示）。3 条线代表 3 次不同的数字统计，但是具有普遍一致性。注意在 20 世纪 60 年代后期种群崩溃。[资料来自英国鸟类学信托学会（the British Trust for Ornithology）]

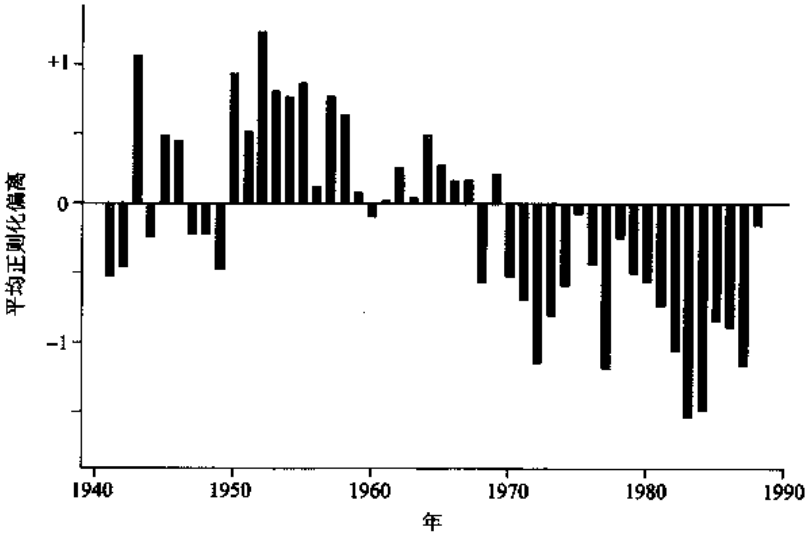


图 15.10　用从长期平均值（表示为 0）的偏离表达的撒哈拉南部的撒合尔地区的降水趋势。注意朝向干旱环境的一般趋势，特别在 20 世纪 60 年代后期，由季风雨不能进入这个地区引起。请比较这个记录的格局与图 15.9 中灰白喉林雀种群的格局。

然而，在迁徙的生物中，气候可能不总是这样的种群变化的原因。例如，许多北美洲的迁徙鸟类近年下降了。在过去 25 年里金翅森莺下降了 46%，而圃拟黄鹂已减少了 29%。这些变化与它们在墨西哥、中美洲和加勒比海的越冬地的栖息地管理上的改变有关。过去，这些地区

的传统农业是在乔木的林冠之下种植咖啡，但是高产的咖啡品种要求比较空旷的条件，而以前可资利用的多样生境有了许多变化。因此，在这种情况下迁徙鸟类的消失与人类的土地利用比与气候变化更有关。

种群衰退和绝灭

任何物种的个体数量的下降都能导致它的遗传多样性减少，尤其是当衰退涉及部分物种分布区的整个种群。遗传多样性衰退本身又能够导致物种适应性的缺乏，那可能导致生物应付环境条件变化的失败，最终达到绝灭。一个物种的消失，甚至一个特殊的遗传性状的消失，都促进了生物多样性的衰退（见第3章）。现在已广泛意识到，人类对地球的影响在众多方面造成许多物种的分布区迅速收缩，并且这预示绝灭的即将来临。生物地理学家在试图证明这种趋势时，面临的问题之一是大量物种的相关信息的缺乏。如同我们在第3章看到的那样，我们甚至没有识别并且描述大部分无脊椎动物物种，更不要说监控它们的分布区。这样，任何分布区变化和绝灭的格局的研究，必定局限于合理地良好认识的物种类群，诸如有花植物、鸟类和哺乳类。在一个分布区变化的最彻底分析中，赫瓦多·塞瓦略斯（Gerado Ceballos）和保罗·埃利希（Paul Ehrlich）[40]选择了一批有熟知分布区的哺乳动物，并且从历史资料计算了它们的分布区收缩。他们从（南极洲以外）所有大陆选择了173个物种，代表4 650个已知哺乳动物物种的4%。不足为奇，他们的普遍发现是，在人类人口（密度）最高的地方哺乳动物的消失是最多的，尤其在东南亚和印度，那里哺乳动物物种的75%～100%的局部消失发生在该区域60%的范围上。生境丧失和狩猎绝灭结合，似乎构成了观察到的分布区收缩的基础。在非洲，有稍微不同的趋势，最多的消失不是与高的人口相关联的，最多的消失是在撒哈拉地区，那里的人口是相对低的，但是即使这样狩猎强度也是高的，尤其对羚羊和大型食草动物。在这个地区与家养的食草动物竞争稀缺的草料也是重要的原因。作为赤道森林中密集狩猎[41]和致死的埃博拉病毒传播的后果，大猿处在灾难性地衰退中。塞瓦略斯和埃利希得到的总的结论是，所分析的173个物种的历史分布区遭受了50%的各种联合损失，主要是人类活动的直接结果。如果这对哺乳动物成立，那么它的确可以证明对其他生物成立，并且这对生物多样性的未来并非吉兆。

人类直接捕食野生动物或许大部分集中在鱼类上。在整个人类历史上，野生鱼类组成了食物的重要来源，并且这甚至在文明高度依赖家养牲畜时也保持了。鱼类一般通过生殖大量幼体取代被捕食的鱼来应付高强度捕食，但是侦察和捕捞海洋中的鱼类的技术日益高效，导致在许多物种中捕捞超过补充。大西洋鳕（*Gadus modus*）是一个被过度捕捞的物种的例子。纽芬兰外大浅滩（Grand Banks）在1968年支持了80万吨鱼的捕获量，但是到1992年它关闭了，因为鱼类存量全面下降。在欧洲的北海现在发生着相似的过程。由于大的个体变得稀少了，因此捕捞越来越小的鱼，直到没有鱼达到充分成熟繁殖而鱼类存量崩溃。工业捕捞可以在一个鱼类存量开发的15年之内减少鱼类生物量的80%[42]。气候波动也对一些物种的衰退起作用，比如太平洋的鲑、鲱和沙丁鱼[43]。鱼类开发的主要问题之一是有商业重要性的海洋鱼类大多数是捕食性的，因此我们在捕食食物链的高端（图15.11）。这在能量上是十分低效的——相当于

吃狐狸而不是吃兔子。

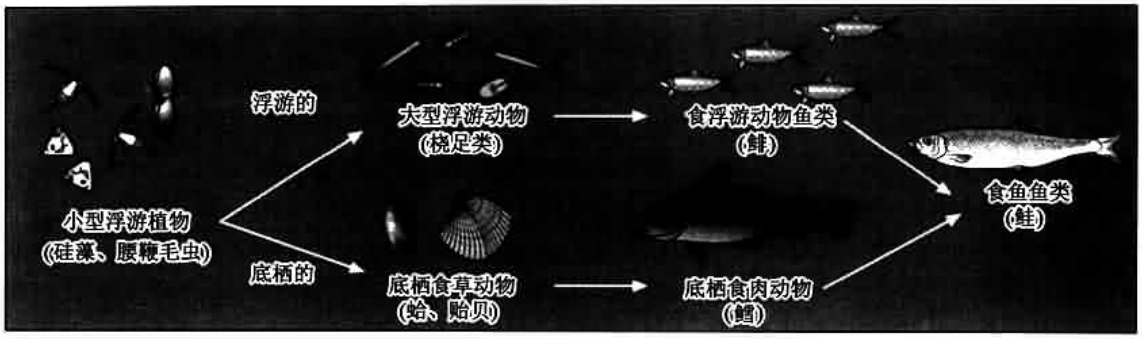


图 15.11 海洋捕食性鱼类鲑的食物网。捕食在食物链上如此之高的一种动物在能量上是低效的。

然而，不是所有的野生物种的衰退都是人类捕食的直接结果。许多物种是受多种胁迫（包括生境丧失、气候变化、污染和遗传衰退）的结合之害。普遍的和世界范围的两栖类衰退是胁迫复杂结合的一个例子。在许多高污染的国家，湿地生境的消失无疑地起了作用，但是两栖类的衰退不限于这样的区域。水道受杀虫剂污染可能减少食物的可利用性和污染了留下的无脊椎动物生命。一种化合物阿特拉津，是在北美洲使用最普遍的一种除草剂，对雄性豹斑蛙（*Rana pipiens*）的睾丸有破坏作用，有效地把雄性变成雌性。这种化合物诱导产生一种酶，它把雄性的雄激素变成雌性的雌激素。庄稼往往在早春喷洒阿特拉津，那恰恰是两栖类开始繁殖的时候，这种化合物在北美洲的水体广泛发现，甚至在一些产地的雨水中，因此这些蛙在衰退之中就不足为奇了。

北美洲西部的喀斯喀特山脉有一些大陆上最清洁的水，但是甚至那里两栖类比如北方蟾蜍（*Bufo borealis*）也在经历急剧的衰退[45]。这里的原因不是污染，而是天气条件和寄生性真菌的复杂相互作用。死亡的直接原因是蟾蜍的胚胎被一种寄生性真菌水霉（*Saprolegnia ferax*）侵入，而且在它们的产卵期依旧。然而，这种寄生现象日益增加的频率，是与蟾蜍卵在浅水池塘里孵化时经历的紫外线（UV－B）辐射的升高相联系的。有关 UV－B 增加本身，究竟是平流层的臭氧被人类生产的化合物破坏的结果，还是池塘在春季变得比较干因而比较浅的结果，存在一些争论。UV－B 穿透到 80 cm（32 英寸）的深度被水吸收的辐射量，比正好在表面下 5 cm（2 英寸）深度的少 5 倍。春季干旱和浅的池塘本身又是改变着的气候格局的结果，与太平洋中的厄尔尼诺/南部震荡周期相关联。这个例子说明促进一个物种衰退的相互作用的因子可能是多么复杂。

种群衰退和分布区收缩作为局部种群绝灭的后果之一，是一个物种之内的总体遗传变异可能减少了，它留下来的要应对未来的环境压力是装备不良的。经历了种群崩溃、数量减少到正好几个个体的物种，被说成通过了一个遗传的瓶颈，而这往往能通过检查留在恢复种群里的遗传变异的程度来鉴别。以这种方式检查了欧洲的黄条背蟾蜍，用分子方法检查了个体蟾蜍中残余的遗传变异性（见第 335 页）[46]。已知在过去被减少到很低水平的地方种群，实际显示遗传贫乏的信号，能够证明在该物种的未来进化上不利。例如加利福尼亚海狮，在野生种群中日益增长的对疾病和病原体的敏感性程度，是与种群减少和遗传多样性丧失引起的近亲繁殖相联系的[47]。物种可能通过比如圈养有限数量个体那样的抢救计划从绝灭中得救，但是由此产生的

基因库可能是严重衰退的，并且作为结果物种衰弱了。濒危鸟类比如游隼的圈养和后来在美国中西部放归的经验，证实了繁殖原种应当来自广泛的地理和遗传基础。在繁殖计划中使用了来自 4 个大陆的这种鹰的 7 个亚种，放归鸟类的成功证实了维持多样的遗传原种的价值[48]。

变化中的群落和生物群落

对植物和动物过去历史的研究使我们相信，当群落经受迅速的环境变化时，它们会改变它们的物种组成，有的变得局部绝灭（或者迁出），而有的从别的地方移入。群落的独特性（格利森模型，见第 110－113 页）通常适用，由于每个物种以它自己的方式和依照它自己的需要反应，而不是作为一个特殊群丛整体的成员。我们有关未来世界的规划，将因此预期当前的物种聚群被搅乱成各自以不同方式对新的一组条件作反应。

已经进行了许多整个群落的实验调控来补充本章前面叙述的单个物种的研究。例如，在瑞士高山丘陵地带对草地和牧场的一项实验中，在塑料容器内大气二氧化碳质量分数从 330×10^{-6} 升高到 660×10^{-6}，导致有的物种获得的好处超过其他物种[49]。结果是产生了物种聚群中的一个新的平衡，有的物种变得更丰富，而其他的物种变得更少。如果我们从这个类型按比例加大，我们就能够开始预测广阔区域上群落组成的变动。

如果不考虑气候变化对个别的物种的影响，而考虑存在的生物的功能类型（见第 138 页），那么我们能够开始预测在生物群落分布上变化的结果。有若干尝试建立由一系列可

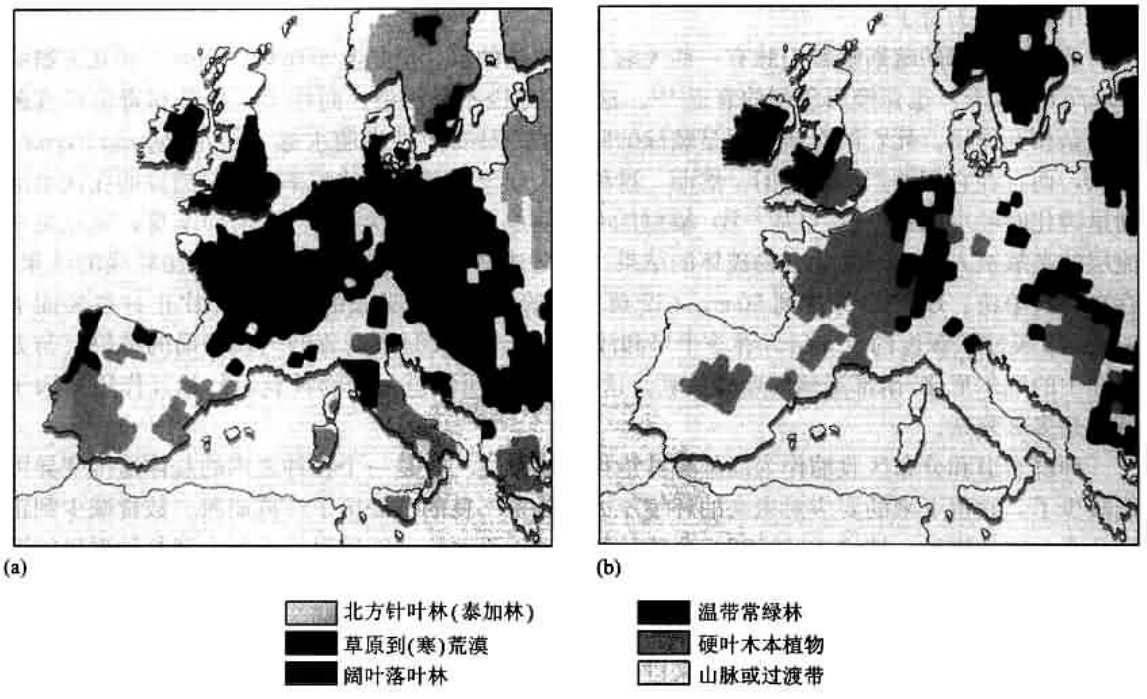


图 15.12 欧洲的可能天然植被的模型，根据（a）目前的平均温度和降水；（b）平均温度增加 5℃ 以及降水提高 10%，那可能是温室事件的结果。注意植被带的向北移动和温带常绿林的面积增加。（自 de Groot[50]）

能气候变化引起的变化模型，而它们中的一个如图 15.12（图版中有该图彩版）所示[50]。在这里，假定温度升高 5℃以及平均降水增加 10%，比较欧洲的目前状态与预测的植被表征。斯堪的纳维亚的北方针叶林实际将被落叶林取代，而目前有落叶林的地带将形成一种地中海类型的植被。实际上，这些变化是否能够确实发生是成问题的，因为气候变化的快速度、植被的相对缓慢的反应速度（由于缓慢的繁殖和扩散，尤其在乔木中间）和如此许多可资利用的土地业已被人类的活动大大改变的事实。或许最直接的反应将见于无脊椎动物、尤其是有飞行能力的无脊椎动物中，以及世代时间比较短和种子散布系统有效的植物（即野草物种）中。

冻原生物群落将是在温室世界中特别易受伤害的。不仅在后撤机会不多的境况下发现了这种情况，而且也有在高纬度将经历温度上升最大的实际危险。然而，在它们的高北极的生态系统的研究中，瑞典乌普萨拉大学的菲利普·伍凯（Philip Wookey）和伦敦国王学院的克莱尔·鲁宾逊（Clare Robinson）[51]发现，这些冻原群落有高水平的惰性。它们的土壤养分是十分贫乏的，尤其是氮和磷，并且因此可能阻止比较需要养分的植物迁入。还有，植物扩散有许多物理阻限，因为在遥远的岛屿上发现许多冻原生态系统片断化了。甚至在久延的变暖事件中，更多的温带物种的扩散也证明是困难的，并且在冻原碎片的避难所里幸存，正如它们在以前十分温暖的间冰期中幸存了那样。在北极植物区系中也保留了显著的遗传多样性，那将使它在面对气候变化时恢复，并且能够适应新的气候条件。冻原生物群落可能充分收缩，但是大概会幸存。

我们由此去何处？

尽管大量的科学信息现在可以为生物地理学者利用，并且大量技术可以用来探讨来自过去和现在的问题，但是，预言未来仍旧还是十分猜测性的。未来是一个不同的知识领域。我们只能按趋势将非常脆弱的、如同现在那样继续运作的假设从过去和现在的知识外推。

我们可以相当确信人类种群至少在短时期内将继续增长。因此，农业将需要扩大，或者把更多的土地表面用于耕种（与之相关联的是生境和生物多样性消失的所有问题），或者通过增加效能，包括新的庄稼或品种的开发。绿色革命开始于 20 世纪 60 年代，把一系列新的高产的庄稼品种带进农业舞台，尽管有另外的营养需求和地方品种的消失等问题，但还是大大提高了世界的食物生产。世界的食品价格下降了，为穷人带来比较好的状况，并且挨饿的人口比例更小了。但是绿色革命已经过去，并且许多最重要的粮食作物诸如稻子、小麦和玉米的农业生产的增长速度在下降中[52]。如果食物的生产要与人类种群增长同步，现在就需要一场新的农业革命，而答案可能在于一场“基因革命”。生物工程学现在为植物育种者提供了一个机会，去发展新的、事先计划好的、适合特殊区域和需要的庄稼。遗传操作已在整个人类历史上以品种培育和选择的形式实行。然而，修饰基因组的实验室方法已经把机会放在农学家的手中，能以比较大的精度详细拟定发育，并且把需要多年常规育种才达到的品质并入动、植物。在世界的有些地方，部分由于荒谬的“作法自毙的”的误解，但是也由于对在贫穷和饥饿的世界里拥有基因型并进行买卖的大公司的厌恶，公众对遗传操作的概念存在颇大的不信任。这些问题能否

克服，并且在分子意义上的遗传操作能否成为走向维持人类种群增长的下一步，只有时间会证明。

维持地球的生物多样性具有重大意义，尤其是如果基因组将是可持续发展的通货的话。一个扩展中的人类种群是难以与自然保护调和的，尤其因为作为个体的人类随着生活标准的提升继续需要更多的资源。这种趋势的一种表达是家庭的数量和家庭中居住的人口数量。在过去的50年间，有一种家庭拥有人口比较少的全球趋势，这意味着现在小家庭比较多和大家庭比较少（图15.13）。大家庭在分裂成比较小的，由此造成需要比较多的土地建房和自然环境破碎成比较小的单位。这种趋势不仅见于发达世界，那里比较小的家庭越来越多见，也见于不是这种情况的发展中国家。这种趋势甚至见于世界的生物多样性热点地区，也是特别值得注意的。在世界的生物多样性热点地区的家庭数量，在1985年和2000年之间以每年3%的平均速度增长，而人口增加小于2%[53,54]。

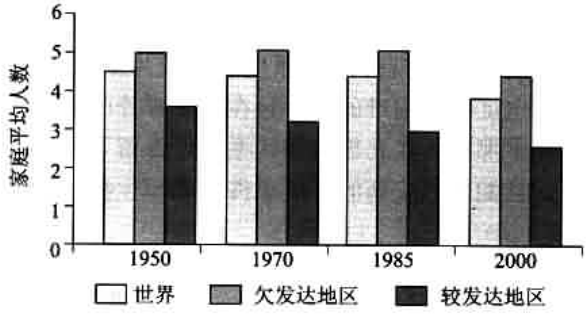


图15.13 柱形图表明近年来家庭大小下降，尤其在发达世界。（自 Keilman[53]）

这种环境片断化可以充分证明是自然保护工作者未来面临的主要问题之一。家庭的激增导致增加交通下级结构的复杂性。联系一个住地到另一个住地的道路，形成植物和动物移动的阻限，无论这些动物是加利福尼亚的美洲狮[55]，还是荷兰的刺猬[56]。当动物不能自由移动时，种群之间的遗传混合减少了，那对物种可能有害。这样的阻限也可以妨碍物种对气候变化的反应。

对温室世界中的生物多样性保护的一个严重威胁，是作为人类活动结果的生境片断化。只有物种从一个区域到另一个区域是自由扩散时，生物群落的全部迁移才是可信的，而因农业、城市和公路发展的生境片断化可以阻碍这种过程。第10章中叙述的气候变化的历史表明，地球的生物区系在过去一些十分迅速的变化中幸存，没有太大的生物多样性的损失（大型动物区系是一个值得注意的例外）。但是，自从大约一万年前最后一次气候迅速变化以来，条件已经改变，因为不再有生境的连续性。人类活动已经如此之多地改变了这个星球的面貌，并且树立了如此之多的新的生物地理阻限，以致以前对气候变化的成功反应在这时是不可能重演了。

目前，我们只能通过从现在外推才可能预言未来，并且这最好以来自我们目前的物种、它们的生理和分布区变化上的潜力的经验为基础，通过实用的计算机模型达到。已经为了预测大气的二氧化碳的未来水平或者其他环境变化的后果，使用地球大气的一般循环模型并把它们与地球的植被模型联系起来做了尝试。这些尝试中最彻底的一个，由多伦多大学的杰伊·马尔科

姆（Jay Malcolm）和同事进行[57]，使用了总共 14 个不同模型的组合保证包含所有的选择，并且试验预报在温室世界中对物种的各种要求。他们得到结论：如果物种要调节得适合新的条件，全球变暖可能要求扩散速度大大快于在全新世早期需要的速度。活动的和机会主义的物种将以比较不活动和不适应的物种为代价受益。在温室世界中维持生物多样性的前景因此不是鼓舞人心的。如果我们要避免主要的生物多样性消失的话，人类可能需要执行庞大的全球园林规划，帮助比较不活动的物种移动，

未来的地球生物圈无疑会发生变化，但只有一些变化是可预测的。或许要担心的大部分是不可预测的变化。我们星球的气候变化与物理化学条件的变化，将造成它的生物地理的改变，不可避免地涉及一些物种、甚至可能是许多物种的绝灭。植物和动物的需要和相互作用的研究，包括它们过去的分布格局和进化的研究，为了解自然界和我们自身在自然界内的作用的复杂性提供了一种重要的手段。我们的星球的故事是经常变化和调整的故事，而生物圈证明了对迄今经历的所有这些变化的显著恢复能力。相信自然界应对任何胁迫、包括我们自身这个物种对其胁迫的能力，可能显得自鸣得意，但可能性就是这种情况。然而，人类面临的最重要的问题是：我们是否同等地有恢复能力，以及我们是否能同等地在社会上和技术上快速地适应变化着的条件而足以允许智人生存。自然界无疑地会在下几个世纪以某种形式继续生存下去，但是我们会吗？

摘　要

1. 以过去和现在作为未来的钥匙，使生物地理学成为一门预见性的科学和做有关地球未来的规划，应该是可能的。

2. 由于能力限制，在此我们被局限在有关未来气候和养分循环的变化预测上，这些随着对外部力量比如太阳辐照度的反应而变化，也随着可预测性较小的人类活动的结果而变化。

3. 个别物种的生理需要的知识提供生物地理学预测的基础，但是它不考虑其他物种的反应，也不考虑散布到新的生境的问题。

4. 污染对生物往往是看不见的可是深入的影响，扰乱生态系统的过程。

5. 种群衰退和遗传贫乏往往是局部的或广泛的绝灭的前奏。

扩充读物

Committee on Abrupt Climate Change. *Abrupt Climate Change: Inevitable Surprises*. Washington, DC: National Academy Press, 2002.

Huggett RJ. *Environmental Change: The Evolving Ecosphere*. London: Routledge, 1997.

Starke L. *State of the World* 2003. London: Earthscan, 2003.

Walker B, Steffen W, eds. *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1996.

参考文献

1 Cohen JE. Population, economics, environment and culture: an introduction to human carrying capacity. *JAppl Ecol* 1997; 34: 1325-33.

2 Vitousek PM, Ehrlich PR, Ehrlich AH, Matson, PA. Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience* 1986; 36: 368-73.

3 Postel SL, Daily GC, Ehrlich PR. Human appropriation of renewable fresh water. *Science* 1996; 271: 785-7.

4 Gleick PH. Soft water paths. *Nature* 2002; 418: 373.

5 Lutz W, Sanderson W, Scherbov S. Doubling of world population unlikely. *Nature* 1997; 387: 803-5.

6 Guyot G. *Physics of the Environment and Climate*. Chichester, UK: Wiley, 1998.

7 Kalnay E, Cai M. Impact of urbanization and land-use change on climate. *Nature* 2003; 423: 528-31.

8 Levine JS. Burning domestic issues. *Nature* 2003; 423: 28-9.

9 Cochrane MA. Fire science for rainforests. *Nature* 2003; 421: 913-19.

10 Dennis C. Burning issues. *Nature* 2003; 421: 204-5.

11 Lean J, Beer L, Bradley RS Reconstruction of solar irradiance since AD 1600: implications for climate change. *Geophys Res Lett* 1995.

12 Kaufman RK, Stern DI. Evidence for human influence on climate from hemispheric temperature relations. *Nature* 1997; 388: 39-44.

13 Moore PD, Chaloner B, Stott P. *Global Environmental Change*. Oxford: Blackwell Science, 1996.

14 Knutson TR, Tuleya RE, Kurihara Y. Simulated increase of hurricane intensities in a CO_2-warmed climate. *Science* 1998; 279: 1018-20.

15 Webster PJ, Palmer TN. The past and the future of El Niño. *Nature* 1997; 390: 562-4.

16 Vaughan DG, Doake SM. Recent atmospheric warming and retreat of ice shelves on the Antarctic Peninsula. *Nature* 1996; 379: 328-30.

17 Rott H, Skvarca P, Nagler T. Rapid collapse of Northern Larsen Ice Shelf, Antarctica. *Science* 1996; 271: 788-92.

18 Gregory JM, Oerlemans J. Simulated future sea-level rise due to glacier melt based on regionally and seasonally resolved temperature changes. *Nature* 1998; 391: 474-6.

19 Stocker TF, Schmittner A. Influence of CO_2 emission rates on the stability of the thermohaline circulation. *Nature* 1997; 388: 862-5.

20 Noren AJ, Bierman PR, Steig EJ, Lini A, Southon J. Millennial-scale storminess variability in the northeastern United States during the Holocene epoch. *Nature* 2002;

419: 821-4.

21 Lee JA. Unintentional experiments with terrestrial ecosystems: ecological effects of sulphur and nitrogen pollutants. *J Ecol* 1998; 86: 1-12.

22 Cislaghi C, Nimis PL. Lichens, air pollution and lung cancer. *Nature* 1997; 387: 463-4.

23 Ferguson NP, Lee JA. Some effects of bisulphite and sulphate on the growth of *Sphagnum* species in the field. *Environ Pollution A* 1979; 21: 59-71.

24 Wookey PA, Robinson CH, Parsons AJ, Walker JM, Press MC, Callaghan TV, Lee JA. Experimental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* to simulated environmental change in a high arctic polar semi-desert. *Oecologia* 1995; 102: 478-89.

25 Schulze E-D. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science* 1989; 244: 776-83.

26 Moffat AS. Global nitrogen overload problem grows critical. *Science* 1998; 279: 988-9.

27 Chappelka AH, Samuelson LJ. Ambient ozone effects on forest trees of the eastern United States: a review. *New Phytologist* 1998; 139: 91-108.

28 Nriagu JO. A history of global metal pollution. *Science* 1996; 272: 223-4.

29 Kadlec RH, Knight RL. *Treatment Wetlands*. Boca Raton, FL: Lewis Publishers, 1995.

30 Holl KD. Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern U. S. A. *J Appl Ecol* 2002; 39: 960 -70.

31 Sampat P. Scrapping mining dependence. In: Starke L, ed. *State of the World* 2003: *Progress Towards a Sustainable Society*. London: Earthscan, 2003: 110-29.

32 Bunce JA. Variation in growth stimulation by elevated carbon dioxide in seedlings of some C3 crop and weed species. *Global Change Biol* 1997; 3: 61-6.

33 Parry M. *Climate Change and World Agriculture*. London: Earthscan, 1990.

34 Nicholls N. Increased Australian wheat yield due to recent climate trends. *Nature* 1997; 387: 484-5.

35 Roberts L. How fast can trees migrate? *Science* 1989; 243: 735-7.

36 Hamburg SP, Cogbill CV. Historical decline of red spruce populations and climatic warming. *Nature* 1988; 331: 428-31.

37 Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B, Wood S. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 1998; 391: 783-6.

38 Parmesan C. Climate and species' range. *Nature* 1996; 382: 765-6.

39 Tangley L. The case of the missing migrants. *Science* 1996; 274: 1299-30.

40 Ceballos G, Ehrlich PR. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 2002; 296: 904-7.

41 Walsh PD, Abernethy KA, Bermejo M. Catastrophic ape decline in western equatorial Africa. *Nature* 2003; 422: 611-14.

42 Myers RA, Worm B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*

2003; 423: 280-2.

43 Finney BP, Gregory-Evans I, Douglas MSV, Smol JP. Fisheries productivity in the northeastern Pacific Ocean over the past 2200 years. *Nature* 2002; 416: 729-33.

44 Hayes T, Haston K, Tsui M, Hoang A, Haeffele C, Vonk A. Feminization of male frogs in the wild. *Nature* 2002; 419: 895 -6.

45 Kiesecker JM, Blaustein AR, Belden LK. Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 2001; 410: 681-4.

46 Beebee T, Rowe G. Application of genetic bottleneck testing to the investigation of amphibian declines: a case study with natterjack toads. *Conserv Biol* 2001; 15: 266-270.

47 Acevedo-Whitehouse K, Gulland F, Greig D, Amos W. Disease susceptibility in California sea lions. *Nature* 2003; 422: 35.

48 Tordoff HB, Redig PT. Role of genetic background in the success of reintroduced peregrine falcons. *Conserv Biol* 2001; 15: 528-32.

49 Leadley PW, Stocklin J. Effects of elevated CO_2 on model calcareous grasslands: community, species and genotype level responses. *Global Change Biol* 1996; 2: 389-97.

50 de Groot RS. *Assessments of Potential Shifts in Europe's Natural Vegetation due to Climatic Change and Implications for Conservation*. Report to International Institute for Applied Systems Analysis, Luxembourg, 1987.

51 Wookey PA, Robinson CH. Responsiveness and resilience of high Arctic ecosystems to environmental change. *Opera Bot* 1997; 132: 215-32.

52 Conway G, Toenniessen G. Feeding the world in the twenty-first century. *Nature* 1999; 402: 655-8.

53 Keilman N. The threat of small households. *Nature* 2003; 421: 489-90.

54 Liu J, Daily GC, Ehrlich PR, Luck GW. Effects of household dynamics on resource consumption and biodiversity. *Nature* 2003; 421: 530-3.

55 Diamond J. Cougars and corridors. *Nature* 1993; 365: 16-17.

56 Rondinini C, Doncaster CP. Roads as barriers to movement of hedgehogs. *Funct Ecol* 2002; 16: 504-9.

57 Malcolm JR, Markham A, Neilson RP, Garaci M. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *J Biogeogr* 2002; 29: 835-49.

索　引

A

阿尔卑斯山　246，247
阿留申人　334
阿伦纽斯，奥洛夫　33
阿米巴痢疾　291
阿纳喀拉喀托　165，166，168
埃博拉病毒　374
埃克曼，斯文　32，308，313，315
埃米利亚尼，塞萨尔　26，243
矮灌棕　66，67
爱尔兰与不列颠分离　269
安第斯山　232，335
安加拉植物群　192
安乐蜥属　229
桉树属　225
氨基酸　328，330
按蚊属　291
暗绿莺雀　332
澳大利亚　191，344，350
　哺乳动物
　　比较生物地理学　214
　　分布和发展　195，211-215，226
　隔离　213
　降雨　226
　土壤　214，225-226
　新生代生物地理学　225-226
　植物区系　198，216，222，226
澳洲　见澳大利亚
澳洲野狗　210，226
奥德姆，霍华德　31
奥德姆，尤金　31
奥卡皮保护区　369
奥里诺科河的三角洲　315
奥陶纪　188
奥特曼，阿诺德　32

B

巴拉莫植被　162
巴拿马地峡
　大陆架动物区系　316，343
　动物通过迁移　96，211
　和雨蛙科散布　350
　形成　228，229，232，299，311，357
　植物区系　208
　亦见美洲大交流
巴塔哥尼亚柏　335
霸王龙　194
白草蒿　118，416
白蛋白　229
白额雁　102
白垩纪　188
　动物群　194，195，196
　气候　199-201
　世界地理　187，190，193
　洋流　199-200
　植物群　192，197-198，201-204，217-218
白颈管舌雀属　180
白蛉（属）　292
白木千里光　172
白鼬　269
百合总目　216
柏埃守克语　282
摆动匹配　243
班克斯，约瑟夫　16
斑点小藤壶　91

斑干蕨属 191
斑驴 213
斑马类 213，233
斑虹属 292
斑胸滨鹬 67
斑疹伤寒 292，293
板口（线虫）属 291
板块构造 15，25，187，189，193
  和分替生物地理学 342-343
  学说的接受 13-14
  学说的来源 22-23，25-27，28
  有关证据 189
半边莲科 177-179
  Clermontia 属 177，178
  Cyanea 属 177，195
  夏威夷群岛 178
蚌壳蕨属 158
孢粉化石 26，30，197，198，245-246
孢粉图解 245
  当前间冰期 262，263，264，267
  和森林开垦 293
  末次冰期 250，261-262，263
孢子 92，155，166
胞嘧啶 326，327
保护 38
保姆效应 112
豹斑蛙 375
北冰洋 257，304
北方鳙鲦 375
北方等节跳虫 76
北方热带植物群 203
北方山岳植物群 235
北方植物区 219，234-236
北海 187
北回归线 123
北极第三纪植物群 235
北极燕鸥 102，103
北劳亚植物群 197
北美飞鼠 348
北美高草原 120
北美蒿 282
北美灰松鼠 94
北美乔松 369
北美山毛榉 371
北美洲 190-192，194，197，209，350
  哺乳动物分布和发展 197，211，212，213，218，233-234，235-236
  大型哺乳动物群绝灭 283-284
  新生代生物地理 234-236
  植物区系 198，234-236
  智人来到 281-283
北太平洋赤道逆流 304，306
北太平洋极前辐合带 304，306
北蚊 2
贝格曼定律 5
被子植物 197，202
  分布 216
    与动物地理区比较 217-219
  散布 208，216，217
  特有性 216
  系统学 216
  亦见有花植物
本格拉寒流 188
本内苏铁类 192
比较解剖学 18
比较生物地理学 214
比利牛斯山 246，247
比重渐变带 301-303，305，307，308
避难所 247，282，334，335
鞭毛藻 307
变色兔 77
变色蜥蜴 223
表面温度 305
表（现）型 139
表征继承 138
表征遗传 138

"别名"问题 39
滨海车前 271
冰川 336
冰川后孑遗 77，79，271
冰川孑遗 75-78，80，354
冰川时代 见冰川作用
冰川作用 8，203，242，282
  冰期/间冰期循环 8，243-244，247，248
  成因 257-259
  对哺乳动物区系影响 212
  高山冰川作用 200
  更新世 203
  和智人扩散 281-282
  渐新世 203
  末次冰期 249-257，258，259，260
  末次间冰期 251-252，253
  南极洲 200，257
  热带植被 251-252，255
  上新世 204
  石炭纪 191
冰砾泥 242
冰期热带 251，252，253
冰碛 242
"冰室"效应 191，355
冰芯分析 258，336
冰缘特征 243
兵豆属 287
波尔多合剂 367
波斯琐琐 118，416
菠萝科 233
捕虫堇属
  大叶捕虫堇 268
  灰白捕虫堇 268
捕食 103-105，158，163
  和食物网 114
  在岛屿上 157-158
  在自然保护区里 163
哺乳动物
  澳大利亚
    比较生物地理学 215
    分布和发展 195-196，209，211，212，213-214，225，226
  北美洲 194，211，212，213，218，233-234，235-236
  比较生物地理学 214-215
  冰川作用的影响 212
  第四纪 247-249
  动物地理区 209-215
  非洲 196，209，211，212-213，219，220-222
  干群 195，196
  冠群 195，196
  化石记录 195
  绝灭 218，233，284
  劳亚兽 196-197
  马达加斯加 16，213，222-223
  漫游者 211，217
  猛犸象 221
  南美洲 195，196，209，211，212，214，218，231-232，233-234
  欧亚大陆 211，212，213，220-221，234-236
  欧洲 196
  散布 208-210，211，218
  生物地理区 209-215
  生物地理学历史 194-197，210
  特有性 213
  新生代 207，208，209
  印度 209，223
  有袋类 23，194-197，211，239
  有胎盘类 195-197
  与植物区的分布比较 217-219
不列颠与欧洲分隔 268
不能飞行鸟类 172，180
不协调的生物区系 68
布丰，乔治 16

布丰定律 16
布谷鸟花 84
布里格斯，杰克 32
布氏旋毛菌 4
步行虫 2，176，180
Calathus micropterus 4
Cychrus caraboides 2，3
Leistus terminatus 2，3
Pterostichus oblongopunctatus 3

C

C_3 植物 84，290，370
C_4 植物 84，280，290，336
采采蝇 292，293
采矿 369
菜豆 290
仓鼠科散布 211，233
苍头燕雀 332，333
草地鹨（属） 94
草地植被小气候 46-47，49
草蛉属 148，180
草兔 77
草原 119
叉叶蕨属 193
查塔姆群岛 344
蝉 356
蝉类 357
蟾蜍 142
蟾蜍属
北方蟾蜍 375
蟾蜍 142
美洲蟾 142
长鼻目 211，221
长伪蚁 171
超深海层 303
超深渊带 308，310
潮虫 88
潮间带 308
沉积 243
湖泊 263，264，273，366-367
海洋 263，308，309，336-337
沉默位点置换 331
柽柳属 118
成煤沼泽植物群 191
城市化 363
城市是能量的渗坑 363
城市小气候 363
橙尾鸲莺 337
赤道沉浸 308
赤道潜流 316
翅核桃（属） 247
虫黄藻 318
重组 329
臭椿属 168
臭氧 365，369
初级生产（力）
海洋 304，305
和动物驯养 361-362
和人口增长 361
和植物物种丰富度 44-45，46，48，117-118
世界分布 45-50
初龙类 194
雏菊 见紫菀科
穿山甲（属） 221
创世说 15，146
创造论 15，146
次深海层带 303
次深海底带 308
刺桐属 176
刺鱼属 144
刺嘴莺科 333，337
葱芥 94，95
丛豚草 119
粗壮树胶木 173
促进作用 55，104

D

DNA 326-328，330
  测序 328-330
  线粒体 326，331，333-334
  叶绿体 326，331
达尔文，查理 1，19，22，105，133-135，316，335
达尔文（莺）雀 135，171，179
达林顿，菲利普 24，33
达纳，詹姆斯 32
大安的列斯群岛 229
大地懒 233，234，284
大红鹳 98
大洪水 15
大家鼠 170，292
大家鼠属 292
  乡间鼠 170
大陆海隆 301
大陆架 187，301
  带 308
  动物区系 312，316
  珊瑚礁生长 319
大陆架端 301，302
大陆漂移 22
大陆（斜）坡 301
  带 308，309
大麻 273
大麦 287，370
大米草 141，又见网茅属
大生态学 4
大西洋 304
大西洋鳕 374
大猩猩 80，369
大叶捕虫堇 268
大置换 235
袋貂 224
袋剑虎 326
袋鼠 285
袋状藤壶 91
单孔类 194
单粒小麦 285，286
淡水虾 351
弹尾虫 93
蛋白质 327，328，330，331
氮和硝酸盐 113，114，336，367
  海洋分布 304，305
  同位素研究 337
  污染 367，368
岛屿
  大陆的 152
  多样性 34，156-157，158，159，163
  海岸动物区系 315
  火山的
    弧 152，356-357
    链 152，153，174
  绝灭 157-158，159，167-168，186-187
  类型 152-153
  类元周期 171
  上进化 135-138，171-174，176-181
  上竞争 159
  上生存 157-158
  生物区系 33，152，153-154，155
    平衡模型 159，161-162
  拓殖 153，154-157，159
    和迁入 159
    拉卡塔岛 165-171
  在自然保护上的价值 164
岛屿的拓殖 153，154-156，157
  和迁入 159
  拉卡塔岛 165-171
  夏威夷群岛 175-176
岛屿陆地蜗牛 162
岛屿上适应性辐射 158-160，162-165
岛屿生物地理学 33，152
  理论 158

和自然保护区设计 162-164
限制 160-162
岛屿生物区系 152，154，159，162
岛屿物种身体大小 173
德吉尔路线 234
德康多勒，奥古斯丁 17，29，34，208
德赖托图格斯群岛 171
德赖托图格斯群岛的蚂蚁 171
等孢粉线 265
等位基因 138，139
等位酶 330
低温植物 29，202
底栖生物 303
底水 304
地面芽植物 120
地球磁场逆转 244
地雀属 19，135-138，158，171，180
地上芽植物 120
地图 17，120
当前间冰期乔木移动 265-267
分布（图） 17
古地理 188，191
气候 121
全球 19-22，121，416
植被 17，29-30，121，416
地衣 367
地质年代表 187
地中海区域 316
新生代 220-221
植物区系 222
第三纪 20，195
动物群 195-196
植物群 198
第三纪第四纪界线 242
第四纪 242
点断平衡 146
电泳 330
奠基者原理 157
雕齿兽 234
钓钟柳属 142
蝶类物种丰富度的纬度梯度 44
顶级植被 29
东菲比霸鹟 83
东蓝鸲 94
东南亚 188，190，219-220
哺乳动物的分布和发展 209
新生代生物地理 223-224
植物区系 216
东太平洋阻限 315
东洋动物地理区 209，213，220
哺乳动物的分布和发展 211，213，219
鸟类 213
东印度群岛 224
动物 326
家养 362
特有性 216
系统学 216
驯化 290，291，292
亦见动物区系
动物地理区 20-22，208
哺乳动物 209-215
海洋 32
与植物区系比较 217-219
亦见生物地理区
动物地理学家纽约学派 23
动物区系 见动物群
动物群
白垩纪 194，195
第三纪 195-196
二叠纪 191，194
海洋
浅海 311-320
深海 303-311
联合古陆 194
泥盆纪 190
三叠纪 194，195

始新世 196
侏罗纪 194，195
冻原 119，377
气候变化的效应 376-377
气候图解 127
植物型 121
豆科 216
澳大利亚 225
在生态系统中的功用 116
豆娘 71，72
豆娘属 72
近缘的 *Ischnura* 属 72
杜鹃花科 222
渡渡鸟 9，172
端足类，夏威夷群岛 353
椴 263
椴属 263，269
多瓣木 260，261，270，368
多倍性 141
多孔性 259
多库恰耶夫，V. V. 29
多毛类 299
多样性
岛屿上的 33，157，158，159，160，163
定义 57-59
浮游生物 304
高度梯度 46-47，51，52
和气候变化 49-51
深度梯度 52
时间上变化 55-60
纬度梯度 43-52，53，60
蚜虫科 47-48
亚马孙雨林 353-355
指数 59
在自然保护区中 163
亦见生物多样性
多雨期 255

E

鹅耳枥 264
鹅耳枥属 264
鹅掌楸 75，247
鹅掌楸属
分布 75
种子散布 155
在欧洲绝灭 249
厄尔尼诺 129，137，214，366，375
鄂毕海 190，235
恩格勒，阿道夫 20，29，208，215
耳蕨属 344
迩人属 280
二叠纪 188
动物群 193
世界地理 190-193
植物群 192
二氧化硫 365，367
二氧化碳 84，86，191
冰芯研究 258，259
和气候变化 364，365
和植物多孔性 259
和植物生长速度 370
溶解在海水中 304
二叶红薯 166

F

番木瓜科 234
番杏科 222
反照率 191，257，362-363
反嘴鹬 98
泛生物地理学 24，25，225，227，345，355，356
泛生物地理学“新西兰学派” 355
范德斯波尔，西伯莱希特 32
范围
的效应 2-5

对植被描述的作用 119
和群落 112
放牧 105
非洲 190，192，193，219-222，
哺乳动物的分布和发展 196-197，209，211，212-214，219，220-222
大湖 54，100，141，171，172，345
大型动物区系的绝灭 284
鸟类 53
人科进化 278
新生代生物地理学 220-222
植物区系/群 198，216，221-222
非洲牛科 221
非洲兽 197，220
肥沃新月地带 287，292
分布 16，17，22-25，
被子植物 216-217，217-219
不连续 7，16，68，74
鹅掌楸属 75
反热带 17，316-317
概括轨迹 24，345，351，354，355
海洋生物 299
和捕食 104-106
和范围 65
和竞争 91-92
和迁移 101-102，104，105
和入侵 92-96
和散布 22，23-25
和依赖 110
环北 38，73，76
环境梯度 82-88
间断 7，16，68，74
连续 68
两极 17，316-317
木兰属 74
蜻蜓目 71-74
热带两侧 17，316-317
舌叶蕨属 22，23，26
生理因子 82
生物区系因子 91
限制 65-67，81-82，154，157，186-187
紫菀科 68-71
棕榈科 65-67
分布区扩展 342
分类 65
生物群落 119-120
植被 17，29，110，111-113
植被按外貌 119-120，128
植被单位 119-120
分类学 6
分替生物地理学 7，25，226，227，342-345，351
分支 345
分支图 346，347，349-351
分支学 28，345，346，347，349-351
分子标记物 329，330-331
分子生物地理学 10，28，31，326-334
分子钟 330，331
芬波斯群落 222
粪甲虫 78
丰富度 58，117
封印木属 191
凤梨科 234
福布斯，爱德华 32
辐合（带） 304，306
辐散带 304
福斯特，格奥尔格 16，17，29，33
福斯特，约翰 16
腐烂污泥 267
负鼠 226，231，233，234，292
富营养化 369
腹足类软体动物 146
腹足类软体动物的进化 146，147
浮游生物 303
多样性 305

分布 32
浮游动物 307，308
浮游植物 298，299，304，307，308
两极分布 317
密度 305，418
水华 305，306-308，309
微微浮游生物 307
浮游幼体 312
拂子茅一种 368

G

钙 114
概括轨迹 24，345，351，352，355
干草原 119，120，127
干群 195
冈瑟，艾伯特 32
冈瓦纳 26，188，190，193，219，345
冰川作用 191
动物区系 190，194，332
动物群 190，194，332
分裂 199
分支生物地理学 350
气候 188
植物区系/群 191，192，197，198，203，216，225
刚果共和国 369
高位芽植物 120
高温植物 29，202
格拉斯尔，弗雷德里克 299，309
格雷森，J. E. 284
格利森，亨利 30，111
格里斯巴赫，A. 17
格陵兰 190，234
隔离 7，163，164
和哺乳动物的分布 212
和进化 171-174
由于阻限 186-187
自然保护区的 163
隔离机制 142
镉 369
个性假说 30
根乃拉草属 202
更新世 188
冰川作用 242-243
冰缘带 243
末次冰期 249-257
气候波动 8，243-244，246，248，334-335
生物变化 246-249
与现代生物地理的关系 354-355
亦见新生代
工具制造 279-281
汞 369
共位群 30，110
钩虫 291，292
钩虫属 292
钩虾属 87，88
狗鳄属 300
狗驯化 291
古大洋洲植物区系 20
古地磁资料 26
古地理学 187-188，193，357
有关证据 189
古生代 190
古生物地理学 189
古生物学 190-191
古特有性 66，81
古新世 188
植物群 198
亦见新生代
古植物 *Trochetiopsis* 属 158
谷物栽培 285
关键种 106，115，116，164
管舌鸟科 179
Drepanidis 属 178
Himatione 属 178

Loxops 属 179
Palmeria 属 178
Vestiaria 属 178
光合作用 113
海洋中 299
C_3 和 C_4 机制 86-87，279，290，337-338，371-372
光亮喇蛄属 351
光周期现象 78
光作为分布限制因子 87，90，91
广幅种 73-82
硅，海洋分布 304
硅藻 304
鲑 102，338，374
鬼针草 155
鬼针草属 175
果实散布 155，176
果蝇 141，176，177
果蝇属 141，176，177

H

哈得孙湾 187
哈萨克斯坦 188，190
海拔高度和气候 122，125，126
海胆 105
海底
带 301-302，308
年代分带 189
生物格局 308-315
海底扩张 26，28，188，189，309，310
海沟 26，152，301，308，310
海盘车 104
海平面 10
当前间冰期 268-269
和气候变化 366
渐新世 200
海山 153，154，174
海峡群岛（加利福尼亚） 161
海雪 309
海洋 32，154，186，260，261，304-306
表面层 301
沉积（物） 243，308，309，335-337
初级生产力 304，305
带 301-302，303
底 见海底
高养分/低叶绿素区 307
光合作用 299
海沟 26，27，152，301，308，309
环流 303，304，305-306
扩张脊 26-27，28，188，189，309-310，
区 313
全球循环 123-125，188，303-304
和珊瑚生长 319
和冰川作用 258，260，261
晚白垩纪和新生代 199-201
因气候变化扰动 366
生物多样性 60
生物群落 32-33，305-308
省 305-308，313
温度 301，308
养分分布和可利用性 303-304
作为散布阻限 65，154-157，186，315-316
作为碳渗坑 259
亦见海洋生物地理学
海洋动物地理学 32
海洋基线 355-356
海洋生物地理学 8，31，32，302
带 301-302，303
历史 31-32
浅海界 302，311-320
深海界 326-311
海洋运输带 125，260，261，367
海枣 66，67
寒武纪 188
旱金莲科 234

旱生植物 29
蒿 250，263，264
蒿属 250，255，263，264
白草蒿 118，416
北美蒿 282
小苦艾 77
豪猪 221，234
好望角植物区系 215，222
禾本科 216
河口，盐度和物种分布 86，87
河马 221
河盲症 292
核苷酸 326，328
核糖核酸 见 RNA
测序 329，330
信使 326，327
赫斯，哈里 26
褐几维 65
鹤鸵 332
黑潮暖流 201
黑眉信天翁 67
黑猩猩 65，278
黑熊 348
黑蚁 2
黑云杉 272
横斑蚊鹎 160
红点鲑 99
红海 221，316
红脚鹬 98
红松鸡 144
红松鼠 94
红松鼠属 348，349
红云杉 372
洪堡，亚历山大 17，29
呼吸 113
狐猴 221，223
狐狸 233
胡克，约瑟夫 22
湖泊，其中进化 172
湖泊沉积物 367
湖泊沉积中含有的木炭 264
槲寄生 155
互联网物种数据库 43
互配繁育 140
华莱士，艾尔弗雷德 20-22，33，208，209，223
华莱士区 223，224
华莱士线 21，223，225
“华夏”雨林植物群 192
化石孢粉 31，245
化石记录 5，6，191，195
孢粉 27，28，31，198，245-246
冰碛泥 242-243
哺乳动物 195
和古地理学 189
间冰期 245
泥砾 242-243
牙齿 280，336
叶 201
智人 278
化石罗盘 26
划蝽属 255
桦 262，263，264
桦属 262，263，264
环颈鸽 67，68
环颈鸽 98
环流 303，304，306
环种 140
浣熊 233
荒漠
当前间冰期 267
和气候 188
末次冰期 256，257
气候图解 127
作为散布阻限 186
荒漠灌丛植被 118

荒漠鳉鱼 255，256
黄颈黑雁 9
黄热病 292
黄条背蟾蜍 335，375
黄土 252
灰白捕虫堇 268
灰白喉林雀 372
灰棒芒草 82，83
灰松鼠 94
回归线无风带 123
蛔（虫）属 291
昏睡病 292
混沌理论 31，60
火（灾） 153，270
火山活动
热点 152，153，190，343
在冰川活动上的作用 260

J

奇蹄目 145，211
肌球蛋白 328
基因 138，139
基因组 329
人类 333
极端天气事件和气候变化 367
极移 26，27
几维 65，172，227，332
季风雨 123，124
寄生虫
分布 110
引起疾病 291-292
加拉帕戈斯群岛 19，133，135，179
莺雀站 135-138
加勒比海生物区系 352
加里曼丹 224
加利福尼亚
新特有性 81
植物区系 222
甲虫种 *Luehea seemannii* 40
甲烷
冰芯分析 258-259
和气候变化 364，365
钾 114
假黍 290
间冰期 244，245
冰期/间冰期循环 8，243，244，246，247
当前 245，260-270
末次 250，251-252，253
伊普斯维奇（艾米） 245-246
俭约 345，346
剑齿虎（属） 326
渐新世 188
冰川作用 203
海平面 200
亦见新生代
箭虫 299
箭虫属
锯齿箭虫 299
太平洋箭虫 299
鳉鱼 255
鳉属 255
交错群落 250
角龙 194
孑遗特有性 158
结核病 292
界线水平 272
金翅森莺 373
金发草属 167
金合欢属 89，90
金缕梅科 198
筋蕨属 191
堇菜属 175
锦葵属 156
进化 5，15，23，136，138
达尔文的工作/著作 19

达尔文莺雀 19，135
岛屿上 135-138，171-174，176-181
分子 331
和鸟类生物地理学 331-333
和人类生物地理学 331-334
和遗传学 138-139
华莱士的工作 21
平行 230
同域 99，100
异域 98
有关争论 146，147
有关证据 145
早期学说 17-19
智人 148-149
进化子遗 68，74，75
“近态的”状态 345
鲸类和有蹄类的关系 328
景天酸代谢（CAM） 86，280
竞争 91-92
和捕食 106
和入侵 92-96
和自然选择 134-135，144
减少的方法 97-101
社会的 144
在岛屿上 159
在群落中 113
竞争（性）排斥 91
鹭 328
居维叶，乔治 18
菊科 168，172，175
Dubautia 属 177
Wilkesia 属 177，344
巨大管虫 311
巨大树干里光 69
巨蕨属 192
卷螺羸蜚 98
圈养繁殖计划 375-376
绝灭 6，7
白垩纪—第三纪事件 229，332
哺乳动物 218，233，375-376
大型动物区系 283-285
岛屿上 157-158，159，167，180-181
更新世 249
人为 375-376
速率估计 42
蕨类 201
白垩纪 201
二叠纪 191
拉卡塔岛 166-167
劳亚古陆 198
三叠纪 192
散布 92，155
石炭纪 190，191
夏威夷群岛 175
新西兰 227

K

卡尔西顿蝴蝶 372
卡胡兹—贝噶国家公园 369
卡普湖，花粉图解 249，251
喀拉喀托岛 152，164，165，168
开通花类 192
考尔斯，亨利 31
苛得狄属 191，192
科里奥利效应 123
科摩多巨蜥 173
可控环境室 117
克拉花属 81
克莱门茨，弗雷德里克 30，111
克里特岛，生物多样性 55
克罗伊扎特，利昂 23，24，25，351，355
克罗维斯人 285
空气移动，全球格局 123，124，303-304
孔道 68
恐龙 194，231

恐鸟 172，227，332
库克，詹姆斯 16
库雷岛 177
夸门，戴维 34，160
夸特罗谢内加斯盆地 81
宽翅霸王 118
狂蚁 171
矿渣堆 369
葵花 172
扩张脊 见扩张海岭、海洋扩张脊
扩张海岭 26，27，188，189，309，310

L

拉波波特定律 53，54
拉波波特效应 54
拉贾斯坦沙漠 267，268
拉卡塔岛 7，164-166
  海岸环境 165-167
  内陆生态环境 166-171
拉马克，让-巴蒂斯特 18
拉奈岛 177
莱德克线 224
莱姆病 5
莱塞普交流 316
兰科 155，168
蓝细菌 307
榄仁树 166
榄仁树属 166
朗赫斯特，艾伦 32，306，307
劳恩凯尔，克利斯顿 30，120，128
劳亚古陆 190，193，194，197，350
老第三纪植物群 235
老多瓣木 261
勒弗尔间冰期 242
雷龙 194
类元周期 170
藜 370
里奥廷托河 39
历史生物地理学 9，10，15
丽鱼 172
丽鱼科鱼类
  在非洲大湖 54，100，141，171，172，223，345
  在马达加斯加 223
利什曼病 292
利什曼原虫属 293
利相斯基岛 177
沥青草 177
栎 263-265
  岸生栎 112
  冰后期分布 262-267，270
  末次间冰期 250
  橡实和依赖的相互关系 5
栎属 250，264，265，270
蛎鹬 98，99
痢疾肠变形虫 291
联合古陆 22，190，350
  动物群 194
  植物群 192
镰形细胞贫血症 149
两极明显移动 26，27
两极分布 17，317
两极生物群落 305，306，307
两型珊瑚 318
猎豹 334
猎物切换 104
林德曼，雷蒙德 31
林奈 15，29
林奇火山口湖孢粉图解 253
林鼠 5
磷和磷酸盐 113，114，304，362
磷虾（科） 299
鳞甲目 211
鳞木属 192
伶鼬 269
灵长目 211，221，278

进化和扩散 278-283
西半球（新大陆） 221，278
西非森林 101-102
流行性感冒 293
硫（污染） 367，368
耧斗菜属 81
卢西塔尼亚植物区系/群 268
芦木属 191，192
陆地植物 191，298
陆均松属 203
陆桥 22，270，282
白令海峡 23，208，212，232，269，282，316
亦见巴拿马地峡
陆缘海 187，188，189，193，226，301
陆中海道 190
鹿科散布 211
露西 278
驴 212
驴骡 142
绿鬣蜥 155
绿色革命 377
氯氟碳 364，365
轮球虫属 243
罗汉松属 203
罗马帝国 273
萝藦科 168
骡 142
洛朗蒂德冰盖 250，261，265
骆驼蓬 118
落基山脉 201

M

麻黄属 118
麻疹 293
马 212，285
马齿苋 284
马达加斯加
哺乳动物区系 197，212，222，223
雨林 8，9
植物区系 216，222
马达加斯加蛙属 223
马类 213，285
马里亚纳群岛 311
马利筋 110，144
马鹿 270，293
马属 213
马修，沃尔特 23
马总科 212
蚂蚁
德赖托图格斯群岛的 171
空间研究 2
蚂蚁属
北蚁 2
黑蚁 2
迈尔斯，乔治 24
麦克阿瑟，罗伯特 33，158，170
脉翅目 148，180
夏威夷群岛 180
物种形成 148
漫游者 211，217
虻科 291
猫科 211
猫科散布 211
毛虫 299
毛颚动物一种 317
毛乱子草 91
毛线虫属 292
毛伊岛 177
毛伊岛厚喙雀 179
锚龙虾属 318
莓实树 77，79，268
酶 328，330
美洲蟾 142
美洲大交流 232，357
美洲貂 348

美洲黑熊 348
美洲兔 77
美洲驼 19
美洲鸵 332
美洲野牛 293
萌发和温度 83，84，85
猛犸象 221
米兰科维奇周期 257，258
棉尾兔 233
苗榆属 264
明治海山 174
鸣禽类 226
鸣雀 226，332
莫洛凯岛 177
墨西拿咸度危机 221
貘 25，234
木兰属分布 74，75
木馏油柴 119
木麻黄属 166
木虱 104
木虱科 104
木贼属 191
牧食 117

N

耐度范围 87
南赤道海流 316
南回归线 123
南极植物区系界 26，216
南极洋流 304
南极鱼 317
南极洲 190，225
  冰川作用 200，257
  冰芯分析 258
  气候变化的影响 366-367
  植物群 198
南极洲辐散带 304，306
南极洲环极流 200，201，304
南美草原 120
南美马属 213
南美洲 190，191，192，193-195，209，350
  哺乳动物的分布和发展 195，196，209，211-213，214-215，218，231-232，233-234
  大型动物群绝灭 283
  隔离 212
  新生代生物地理学 231-233
  植物区系 198，216，223-225，232，233
南美锥虫病 292
南山毛榉属 198，203，215，219
  澳大利亚 226
  进化 218
  新几内亚 226
  新西兰 226，227
南亚热带辐合带 304，306
南洋杉属 203，252
南猿 278-280
  食物 280
南猿属 280
囊鼠 233
内华达山脉 201
能量 362-364
  城市化的效应 362-364
  和人类种群增长 362
  来源 114-115
  流 113-115
  太阳的 122，123
尼安德特人 281，334
尼德属 227
尼帕棕属 202
泥盆纪 191
  动物群和植物群 190，191
  世界地理 188
泥炭分析 271
泥炭藓 368

泥炭的放射性碳测年 272
铌铁矿—钽铁矿 369
年代 5，6，189
黏液瘤病 105
鸟类
  分子进化 212，333
  亦见各种鸟
鸟嘌呤 326，327
尿嘧啶 327，328
啮齿目 211
镍 369
牛蒡 155
牛的驯化 291
牛顿，伊萨克 12
牛科
  非洲 221-222
  散布 211
牛属
  欧洲野牛 290
  中东野牛 290
农业 285-290，293-294，377
疟疾 149，291，293
疟原虫属 291
“诺亚方舟”事件 226，356

O

欧美古陆 188，190-192，204，234，358
  动植物区系/群 190，234
欧亚大陆 189，213，219-221，235，236
  哺乳动物的分布和发展 211，212，213，220，221，235-236
  新生代生物地理学 220-221，234-237
  植物区系 235-236
欧榛 270
欧洲 190，350
  被子植物 198
  冰期/间冰期植被 247，249
  哺乳动物的分布和发展 196
欧洲野牛 291
鸥 333
偶见种 67
偶蹄目 211

P

PAUP 346
PEP 羧化酶 336
潘姜岛 165
潘帕斯群落 120
盘羊属
  东方盘羊 291
  欧洲盘羊 291
裴勒得群落 120
喷雾罩盖法 120
披毛树 173
皮肤移植 334
贫齿目 211
平胸目 332
苹绕实蝇 99
婆罗洲 224
扑动鹞 94
葡萄 273
普埃科斯岛 157，159，160
普雷斯顿，弗兰克 33
普里查德，J. C. 20
普列利群落 120
普通鼬鼯 269

Q

桤木（属） 263
  弯曲桤木 55
槭树 155
气候
  白垩纪 199-201，202
  当前间冰期 270-273
  格局 122-128
  更新世波动 8，243

海洋运输带的效应 124，125
和板块构造 188
和纬度 122
空气移动的效应 123-124
三叠纪 192
石炭纪 191
地图 121
图解 125，126，127
新生代 199-200，201-203，208
植物的效应 190-191
气候变化 273，364-367
和多样性 49-51
和生物群落 129-130，376-377
生物地理后果 370-374，375
研究方法 26，28
对群落的影响 376-377
对种群的影响 375
气候子遗 68，75
气候最适 272
气孔 370
密度 259
千里光属 69
白木千里光 173，174
分布 69，71
迁入速度 167
迁徙和气候变化 372，374
迁移 101-103，372
铅 369
前梯格林冰期 242
钱伯斯，罗伯特 18
潜果蝇属 176，177
茜草科 172
Sarcopygme 属 172
Timonius 属 168
茜草属 155
翘鼻麻鸭 98
钦波拉佐火山 17
蜻蜓 74
蜻蜓目 71
秋水仙属 141
犰狳 19，134，234
球房虫属 243
区，海洋的 314
鼩鼱 233
鼩鼱科 211
鼩鼱科散布 211
鼩鼱属
普通鼩鼱 269
小鼩鼱 269
全北动物地理区 210，234-236
全部物种基金 43
全新世 245，260-274
全球变暖 见气候变化
犬科散布 211
雀鲷 105，106
雀鲷科 105
雀形目鸣禽 226，332
群落 3，30，38，110-113
更新世 246-249
气候变化的作用 376-377
全球范围 118-122
植物 31，110-113
群落中的利他主义 113，173

R

RNA 326，327，328
染色体 138
桡足类 307
热带在冰川时期 251-252，253
热带间辐合带 123
热点
多样性的 52，54，55，256
火山的 153，174，175，343
热盐循环 304
人类 278，365，378，亦见人属、智人
人属 221

海德堡人 281
罗德西人 281
能人 280，291
尼安德特人 301，334
直立人 280，281，291，292
智人 260，366，亦见人类
忍冬 96
忍冬属 96
蝶螈 140-141
蝾螈属 140
乳糖酶 149
入侵 92，93，94，96，97
蚋属 293

S

撒哈拉沙漠 221，268
降雨 374，375
萨克斯，尤利乌斯 30
萨旺纳 见稀树干草原
塞尔通岛 165，169
三叠纪 188
动物群 192，194，195
气候 192
植物群 192，198
三趾马属 213，221
散布
被子植物 208，216，217-218
哺乳动物 208，210，211，218
岛屿间 153
到岛屿 153，154-156，157，165-171，175-176
和分布 22，23-25
和入侵 92
跳跃散布 343
方法 67-68
路线 67-68，154，222
漂筏帮助 154，165
人类媒介 93，96
适应 155
越洋 153，154
智人 280-283
中心 344
种子和果实 155，170，175
在夏威夷群岛内 177
阻限 65-67，154-157，186-187
和生物地理区 210
海洋动物区系 315-316
超越方法 67-68
散布论 7，25，227，342
桑寄生粉蝶属 170
桑寄生科 170
桑蒂尼，弗雷德里克 320
铯 336
森林
北方的 127
当前间冰期的 262-267，270
顶级 59-60
反照率 363
火灾 364
开垦 270，293，294，319
流通速度 162
暖温带常绿 127
温带 46，119
温带落叶 127
新生代 202，203
演替 57，58
亦见雨林
沙巴棕属 202
沙漠 186，189，252，268
当前间冰期 267
和气候 188
末次冰期 256，257
气候图解 127
作为散布阻限 186
莎草科 216
山榄属 222

山龙眼科 203，222，225
山龙眼类 17
山毛榉 371
山脉 186，189，201
  和气候 188
  新生代 200
  物种丰富度 160
  作为散布阻限 186
山楂 96
山楂绕实蝇 99
山楂属 96
杉科 202
珊瑚虫 318
珊瑚礁 317-319，321
珊瑚树 176
扇尾鹤 65
上新世 188，203，242
  亦见新生代
猞猁 104
舌叶蕨属 192
  分布 22，23，25
  植物群 192
舌蝇属 292
身体大小
  岛屿物种 172-174
  和多样性估计 41-42
深海地带 308
深海平原 301，302
  生物带 308-310
渗透 86
生境孑遗 68
生态地区 130
生态帝国主义 93
生态区 29
生态生理学 30，31
生态生物地理学 7，9，14-16，30，342
生态系统 31，113-115
  多余物种假说 115
  复杂性 117-118
  和生物多样性 115-118
  铆钉假说 115，116
  能量流 114，115
  特异性模型 116
  稳定性 117-118
  线性关系模型 115-116，117
  养分循环 114-115
  时间上发展 31
生物地理区 208-236
生物多样性 1，60，117，378
  保护 38，378
  定义 38
  估计 38-43
  海洋生物多样性 60
  和生态系统 115-118
  热点 55，56，256
  梯度 43-52
  中性论 60
  亦见多样性
生物量 49
  结构 46
  组成 46
  和演替 55
生物区系 33
  定义 33
  岛屿 33，152，153-154，159，161-162
生物群落 17，30
  成带现象 121-122
  分带 121-122
  分类 119-120
  海洋 32-33，305-308
  和气候 122，128-130
  和气候变化 130，376
  气候图解 125-127
  喜马拉雅山 121-122
圣赫勒拿岛 158，172，173
圣提雷尔，若弗鲁瓦 18

省，海洋的 305-308，314
施密特，卡尔 23
湿度作为分布的限制因子 89
石楠 368
石楠地 368
石松类 192
石炭纪 187
  气候 191
  世界地理 188，190
  植物群 191，192
时间 6
食草动物 214
  岛屿的 173
  东西半球比较 214
食虫目 211
食肉目 211
食蚊鸟 333
食物和多样性梯度 43，44
食物同位素研究 337
食物网 113，114
  复杂性 117
  鲑 374，375
  雨林 113
食蚜蝇科蝇 350
始良母兽 175
始新世 188
  动物区系/群 197
  世界地理 190，193
  植物区系/群 198，202
  亦见新生代
世代时间 331
适宜度测试器 89
适应 133，157，157
  长距离散布 155
  岛屿环境 158
  和自然选择 134，137
授粉作用 143
鼠科散布 211
鼠李属 96
束毛蓝细菌 337
树懒 19，亦见大地懒
树鹦 67
树轮研究 272
树千里光亚属 69
水
  和人口增长 362
  作为分布的限制因子 86，89
水霉 375
水热喷口 32，114，310
水生植物 120
水豚 233
水螅 318
水循环 114
丝虫 291
丝虫属 292
斯考乌，约金 17
斯克莱特，菲利普 20，21，208，209
斯温森，W. 20
斯温氏夜鹱 103
似匣蕨藜 136
松柏类 198，202
松科 197
松鼠属
  散布 211
  北美灰松鼠 94
  红松鼠 94
松属 262，263，264，265，266
  北美乔松 370
  西黄松 250，255
苏格兰雷鸟 144
苏格兰索伊羊 291
苏拉威西岛 223
苏铁 202
苏铁类 192，198
苏伊士运河 316
酸雨 368

笋瓜 290

T

塔马尔小袋鼠 42
苔藓散布 92
太平洋 303，304
  基线 225，356
太平洋赤道辐散带 304
太平洋鲱 299
太平洋群岛
  和物种丰富度关系 157，158
  针叶树和有花植物分布 156-157，158
太阳辐照度 365
太阳黑子 365
泰加群落 119
檀香 176
坦斯利，阿瑟 31，111
毯子沼泽 270
碳 114，280，336
唐加拉雀（属） 99
唐纳雀亚科鸟类 178-179
绦虫（属） 292
桃金娘科 203
特有性 81，212，352，354
  被子植物 217
  哺乳动物 212
  和更新世生物地理学阐释 354-355
  俭约分析 352-354
  孑遗 158
特有性俭约分析（PAE） 352，353，354
藤壶 91
蹄兔目 211
天花 292，293
甜根子草 166
铁杉 247
铁心树属 176，179，227
同位素研究 280，290，336，337
  氮 337-338
  生物地球化学循环 337-338
  碳 280，289，290，336-337
  氧 27，199，200，243-244，336
    冰后期 193
    末次冰期 249，250
    与冰芯研究比较 258，259
铜 369
透光层 307
透光带 303
突变 138，139，328，330-331
图尔路线 234
土壤甲虫
  空间研究 2-4
  夏威夷群岛 176，180
土豚（管齿目） 211
土著种 173
土著美洲人，语族 282
兔 104
兔形目 211
兔形目散布 211
兔属
  草兔 77
  美洲兔 77
  雪兔 77
豚草（属） 264，265，294
  丛豚草 119
驼科 25
鸵鸟 332
托卡塔草海桐 174
脱氧核糖核酸 见 DNA

W

蛙类 44
  豹斑蛙 375
  丰富度的纬度梯度 44
  雨蛙科 350
瓦格纳，赫尔曼 29
弯曲棓木 55

豌豆 287
完叶黑木 173，174
网茅属
  平滑网茅 91，142
  大米草 142
  伸展网茅 91，92
  汤氏网茅 142
王冠蝶 110
王孙 269
王蜓 72，74
望加锡海峡 224
威尔逊，爱德华 1，33，43，158，170，171
威斯康星冰期 250
韦格纳，阿尔弗雷德 13，22-23，25，189
维尔德诺夫，卡尔 16
维生素 D 149
卫星 32
纬度
  和大陆架动物区系多样性 316
  和多样性梯度 44-51，52，54
  和气候 122
温带草原 120
  植物型 121
温度
  表面 304
  当前间冰期 262，270-274
  海洋 302，308
  和萌发 82，83，86
  和气候变化 364，365
  和物种分布区 371，374
  和植物生长 371
  珊瑚礁 318
  与冰芯研究相关 256，258
  在冰期/间冰期循环中 244
  作为分布的限制因子 81-87，90-91
温度渐变带 301
温室效应 365
温室气体 259，366
蚊 292，293
鹀莺 333，337
乌蛤 98
污染 369-370
  氮化合物 367-368
  硫化合物 367-368
  气体 365
无花果 169
五色梅 93，94
物种
  别名问题 39
  定义 6，39，65，143
  丰富度 57，59
  互联网数据库 43
  生态学概念 143
  数量估计 38-43
物种的空间分隔 98
物种的时间分隔 98
物种内摄食特化 98
物种形成 141
  的速度 344
  分替的、代替的 8，25，226，227，342-344，351
  离心的 319
  群岛 153
  同域（的） 99，101，148，351
  异域（的） 99，148

X

西伯利亚 188，190-193
西伯利亚古陆 191
西猯 233
西藏 190
西藏蜉金龟 78
西藏高原 201，219
西风带生物群落 305，306，307

希尔加德，E. W. 29
西兰德，J. A. 91
西印度群岛，新生代生物地理学 227-231
稀树（干）草原 98，117，127，232
  气候图解 127
犀牛（科） 221，222
锡 369
锡特卡云杉 55，56
蜥脚类 194
蟋蟀 176
喜马拉雅山
  隆升 235
  生物群落 121
  抬升 201，219
细胞核 138
细胞色素 c 330
细角欧石南 268
细菌物种数量 39
狭幅种 72，82，116
夏巴拉群落 120，127，203
夏威夷群岛 152，174-176
  岛屿年龄 174
  端足类 354
  上进化 176-181
  拓殖 175-176，343
夏威夷棕榈属 179
仙人掌科 234
险道散布路线 68，154，222
线虫 291，292
线虫 *Onchocerca* 属 291
线粒体 326，330
线粒体脱氧核糖核酸（mtDNA）
见 DNA
陷坑 2
腺颚岭 326，327
乡间鼠 170
相对生长率 370
相互作用网络 5
象 221
象鸟 172，332
象皮病 292
象鼩 221
象牙嘴绿啄木鸟 42
橡实年 5
橡树 9
消减带 152
小安的列斯岛链/群岛 228
小扁豆 287
小冰期 273，274
小间冰期 244
小箭虫 299
小苦艾 77
小猎兔犬号调查船 1，19，133，135
小麦
  对气候变化的反应 371
  进化 285，286
小麦属 见小麦
小气候 67
  草地植被 46，49-50
  城市 362，364
小鼩鼱 269
小行星撞击尤卡坦 229
楔齿蜥 227
楔叶类植物 191，192
辛普森，乔治 23
辛辣木科 215，227
锌 369
新表征 139
新几内亚 224，226
新生代 187，190，195
  澳大利亚 225-226
  北美洲 234-236
  哺乳动物区系/群 208，209，211
  东半球热带 219-225
  东南亚 223-224
  非洲 220-222

南美洲 232-234
欧亚大陆 220-221
气候 200
森林 202-203
山脉 201
西印度群岛 227-231
新西兰 226-227
洋流 199-200
印度 223-224
新特有性 66，81
新乌檀属 168
新西兰 199，344
新生代生物地理 226，227
植物区系 198，226-227，343
新哲镖水蚤属 307
信风 123
信风生物群落 306
信使核糖核酸（mRNA） 见 RNA
胸腺嘧啶 326-328
熊 211，233
熊科散布 211
叙多夫，埃米尔 29
旋花属 155
选居室 89
雪蹄兔 104
雪兔 77
血红蛋白 330
血红蜻 73
血吸虫病 291
血型 149
寻常卷甲虫 89
驯鹿 101，104

Y

牙齿化石 280
芽胞 92
蚜虫 51
蚜虫多样性 51
雅诺玛米人 334
亚拉腊山 15
亚利桑那蓝卷虫 89
亚马孙河流域
森林滥伐 320
雨林多样性 354
亚美古陆 190，204，358
亚洲 193，194
亚洲的中生代植物群 192，193
烟雾伤害 369
盐度
湖泊沉积 273
作为物种分布限制因子 86-88
盐土沼泽群落 91-92
演替 31，56，58
和物种丰富度 58，59
旧农田 58，59
喀拉喀托群岛 169
秧鸡（科） 180
扬沙 252
羊
驯化 292
索伊羊 292
羊驼 233
阳光的推动 258
养分
来源 114-116
循环 115
在海洋中的分布和可利用性 304
氧 86，304
冰后期 271
末次冰期 249，251
同位素研究 26，199，200，243-244，336
与冰芯研究比较 256，258-259
摇蚊 347
椰枣 66
椰子 155，176
野草莓树 77，78

叶
化石记录 201
型 120-121
半边莲科 Cyanea 属 179
叶绿素
被污染伤害 369
在海洋中含量 306，308，418
叶绿体脱氧核糖核酸（ctDNA） 见 DNA
伊模 43
伊蚊属 292
依赖和分布 110
遗传变异 334，374，375
遗传标记物 329
遗传漂变 139，141，331
遗传型 120，121
异颚雀属 179
意大利反嘴鹬 98
银剑 177，346
银剑属 177
银鸥 39
银杏 43，192，202
银杏属 43
印度 190，193，219，220
哺乳动物分布和发展 209，224
新生代生物地理学 223-224
植物区系 216，223
印度白茅 166
印度尼西亚群岛 224
印度洋—西太平洋区（IWP） 319-320
印度洋 304
基线 356
印度支那 190
莺雀，达尔文（加拉帕戈斯群岛） 19，133，135-138，156，171，180
鹰粉属 193，198，202
蝇子草科 84
蝇子草属
侧花蝇子草 83，84
粘蝇子草 83，85
硬叶植物区系 121，222，225
甬道 68
游隼 375
有袋类 194，195，197
有袋目 211
有害生物 93，94
多倍体 142
有花植物
多倍性 142
多孔性 259
分布 16-17
功能类型 30-31
和气候 190-191
进化起源 53，64
绝灭速度 42
群丛 17，29-30
群落 31，110-113
山地 80-81
生活型 30
世界性的 68-69
物种丰富度
纬度梯度 44，46，47，48，53
和初级生产力 44-45，46，48，116-117
型 30
形成 见生物群落
亦见被子植物，植物区系，植物（区系）
区/界
有孔虫 243
有胎盘类 194，195，197，226
幼多瓣木 260-262，367
鼬 269
鼬科 269
散布 211
鱼类 *Nomiostomias* 属 299
渔业 376
榆 263
榆属 262，263，264

雨林 127，202，251
发展 60-61
华夏 192
可比性 120
马达加斯加 8-9
末次冰期时 251-254
气候变化的影响 50-51
气候图解 126-127
生物区系多样性 384-385
食物网 114
树冠结构 49
演替 56
植物型 121
亦见森林
语言 282
和农业 289
土著美洲人 282
玉米 287，289，290，294，370
玉蜀黍 287，289，290，294，370
元古代 188
圆叶滴木 172
圆锥小麦 285
远态性状 345
跃龙 194
云杉 262，264，265
云杉属 262，265，266
红云杉 373
锡特卡云杉 57

Z

杂草 93，94，95
杂交繁育 140
杂种繁殖 140
障碍 141-142
在岛屿上生存 158
枣褐飘拂草 91
早熟禾科 264
乍得撒哈尔人 278
粘蝇子草 84，85
詹姆森，罗伯特 18
沼生植物 120
沼泽
毯子沼泽 270
生长速度 271
针叶树 197，201
真菌 40
真菌物种数量 40
蒸发蒸腾作用和乔木物种多样性 46
正型粉科 193，197，202
政府间气候变化专门委员会 365
支序学 28
直布罗陀海峡 221
植被 29，30，58，112，113，251，377
冰后期 262-268
（地）图 17，29-30，121，416
分类 17，29-30，110，112-113
按群落外貌 119-121，128
单位 119-120
间冰期 245
镶嵌的 113
植被科学 110
植物界 20，21，208，216，217
植物 *Tetrachondra* 属 227
植物区 20，21，208，216，217
和百合总目的分布 217
与动物地理区比较 217-219
植物区系 见植物群
植物区系界 见植物界
植物区系区 见植物区
植物群
澳大利亚 198，216，222，226
澳洲 198，216，222，226
白垩纪 192，197-198，201-204，217-218
北方山岳 235
北方热带 202

北极第三纪 235
北美洲 198，235，236
成煤沼泽 190-191
第三纪 198
地中海地区 222
二叠纪 190，191，192
非洲 198，216，221-222
冈瓦纳 191，192，197，198，203，216，226
古大洋洲 20
古新世 198
好望角 216，222
华夏雨林 191
加利福尼亚 222
老第三纪 235
联合古陆 192
鲁西坦尼亚 268
马达加斯加 216，222
南极洲 198
南美洲 198，216，223，224，232，233
泥盆纪 190-191
欧美古陆 190，234
欧亚大陆 234-235
三叠纪 192，198
舌叶蕨 191
石炭纪 190-191
始新世 197，202
新生代 202-204
新西兰 198，225-226，256
亚洲中生代 192，194
印度 216，223
硬叶 121，222，226
侏罗纪 192，198
植物社会学 31
植物碎屑 309
植物种 *Wollemia nobilis* 43
志留纪 190
栉齿兽属 234
智利海岸植物区系 222
智人 260，365
对生物多样性影响 2
发展 8
分子遗传学 333-334
和大型动物群绝灭 283-285
化石头骨 282，283
环境影响 293-294
寄生虫性疾病 291-293
家庭大小 377-378
进化 280-281
扩散 280-283
未来 361-364
遗传学 278
种群增长和限制 361-362
种族 148-149
中大西洋海岭 28
中大西洋脊 28
中东野牛 291
中古温暖期 273
中华子宫兽 195
中深海层带 303
中生代 188，190
中温植物 29，202
中新世 20，188，202，203
亦见新生代
钟矿鸟 104
种 见物种
种群 38
崩溃 334，375
瓶颈 334-336，375
发展成物种 139-141
和进化变化 139
衰退 374-376
灾变 335
种系地理学 345，348，349
种系发生生物地理学 347，348

种子散布 155，172，175
重金属污染 369
帚灯草科 222
帚石楠 368
帚尾袋貂 226
朱蕉属 251，252
侏罗纪 188-190，193-195
  动物群 193，194
  植物群 193，198
猪毛菜属 118
柱齿象 234
锥虫 293
锥虫属 292
啄花鸟（属） 170
紫翅椋鸟 94，95
紫茸类 192
紫浆果 176
紫球海胆 105
紫菀科 216
  分布 68，69，71
  种子散布 155
自然保护
  岛屿的价值 164
  和生物多样性 38，377-379
自然保护区 162，163
  里多样性 163
  设计 162-164
自然选择 19，22，134
  达尔文（莺）雀 135-146
  和竞争 144
  有关争论 146-147
  证据 145
  智人 148-149
  作为学说 144-148
自泳生物 303
棕榈 66
棕榈科分布 66
棕榈属 66
走廊 163
最低温植物 29
作物 287，290
  基因修饰 377
  应对气候变化 371

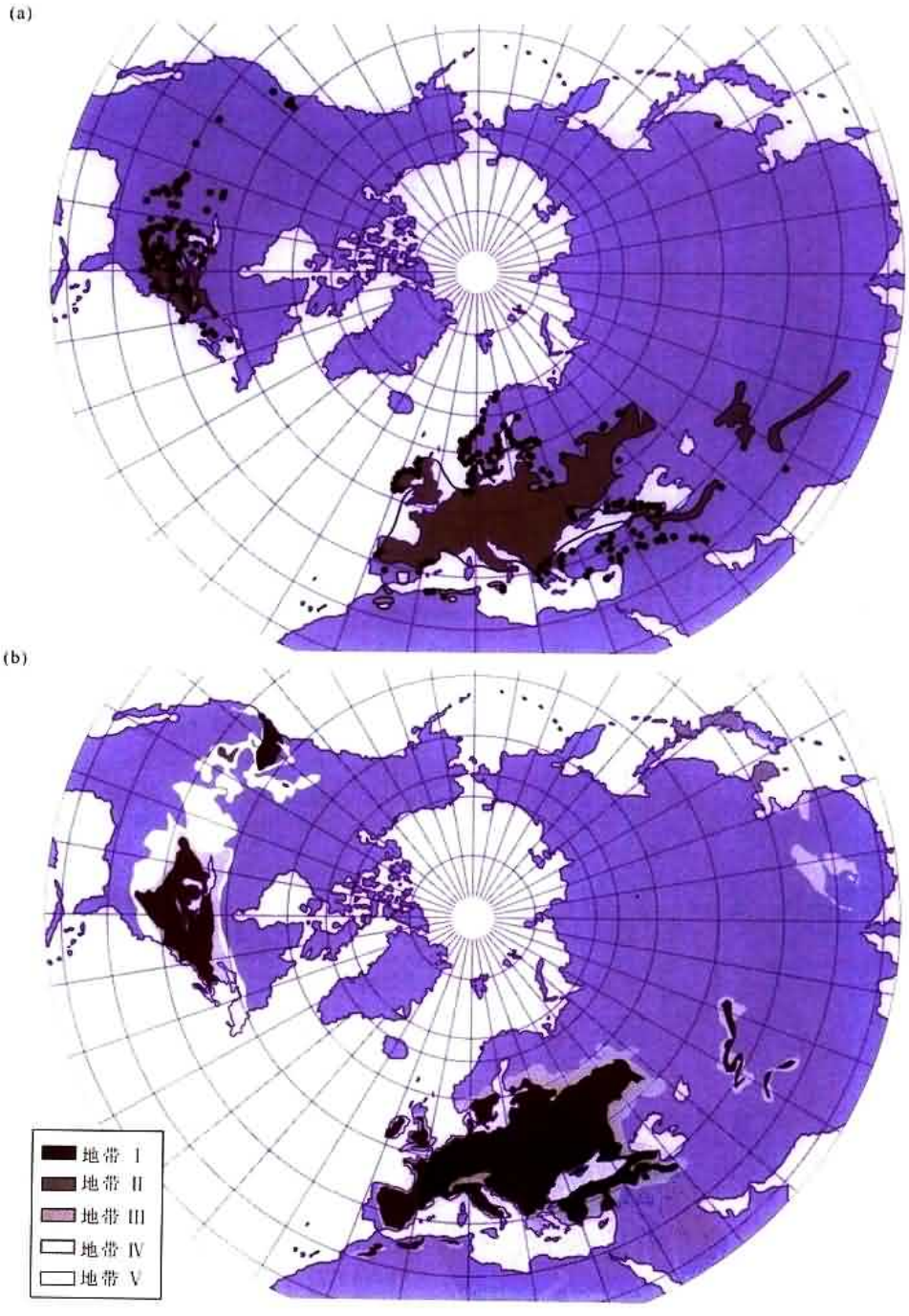


图 4.28 (a) 葱芥 (*Alliaria petiolata*) 在欧洲、亚洲和在北美的分布，它是欧亚土著，引进北美洲成为入侵性的；(b) 根据其气候需求模型化的该物种的潜在分布区。北美洲清楚地显示有广阔区域处在下一步入侵的危险中。地带分级指一年中对该物种支持性月数的比例，地带Ⅰ＝100%，地带Ⅱ＝>96%，地带Ⅲ＝>92%，地带Ⅳ＝>88%，地带Ⅴ＝<88%。

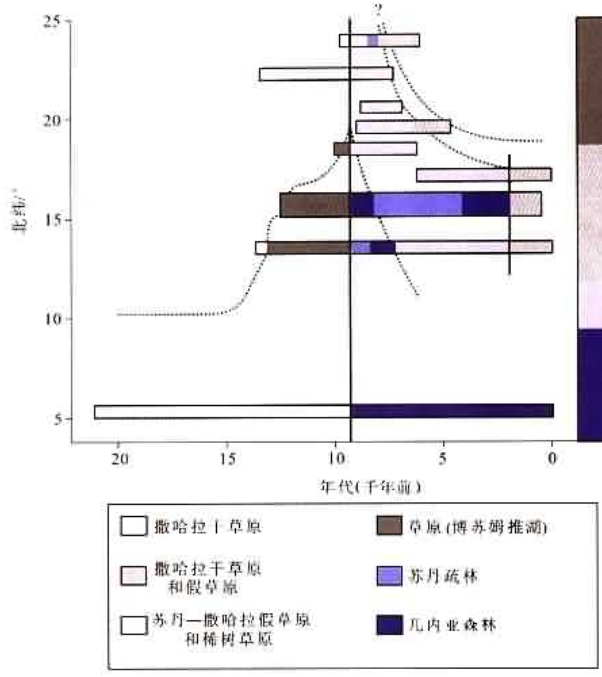


图 10.23　热带非洲北部过去 2 万年的植被变化。现在的植被纬度分带示于图解的右侧，并且能够看到这种分带在当前间冰期的早期阶段 9 000 年到 7 000 年前的时期在大约北纬 5°被替代。(自 Lezine[39])

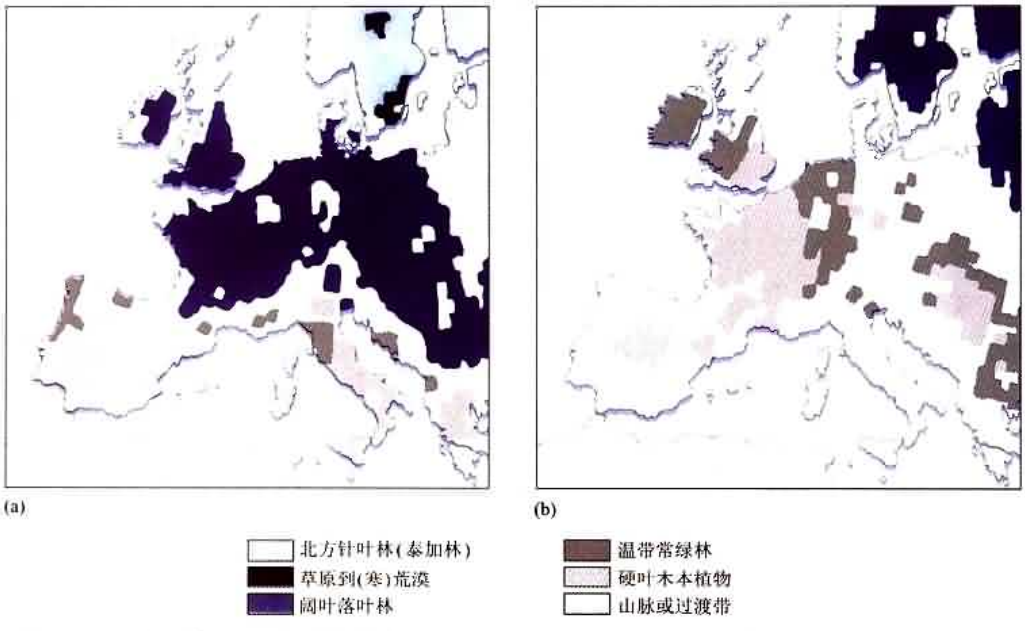
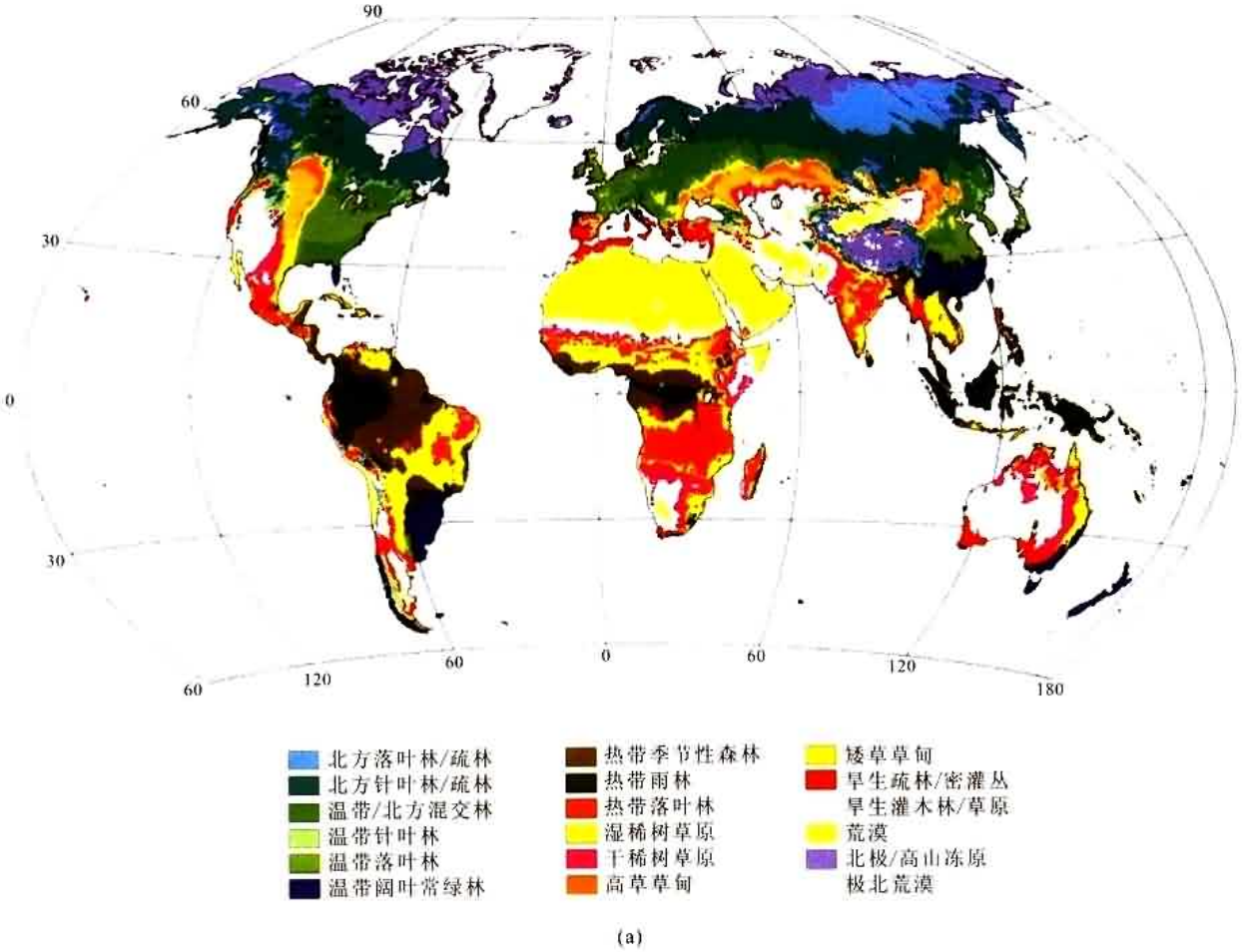


图 15.12　欧洲的可能天然植被的模型，根据（a）目前的平均温度和降水；（b）平均温度增加 5℃ 以及降水提高 10%，那可能是温室事件的结果。注意植被带的向北移动和温带常绿林的面积增加。(自 de Groot[50])

(a)

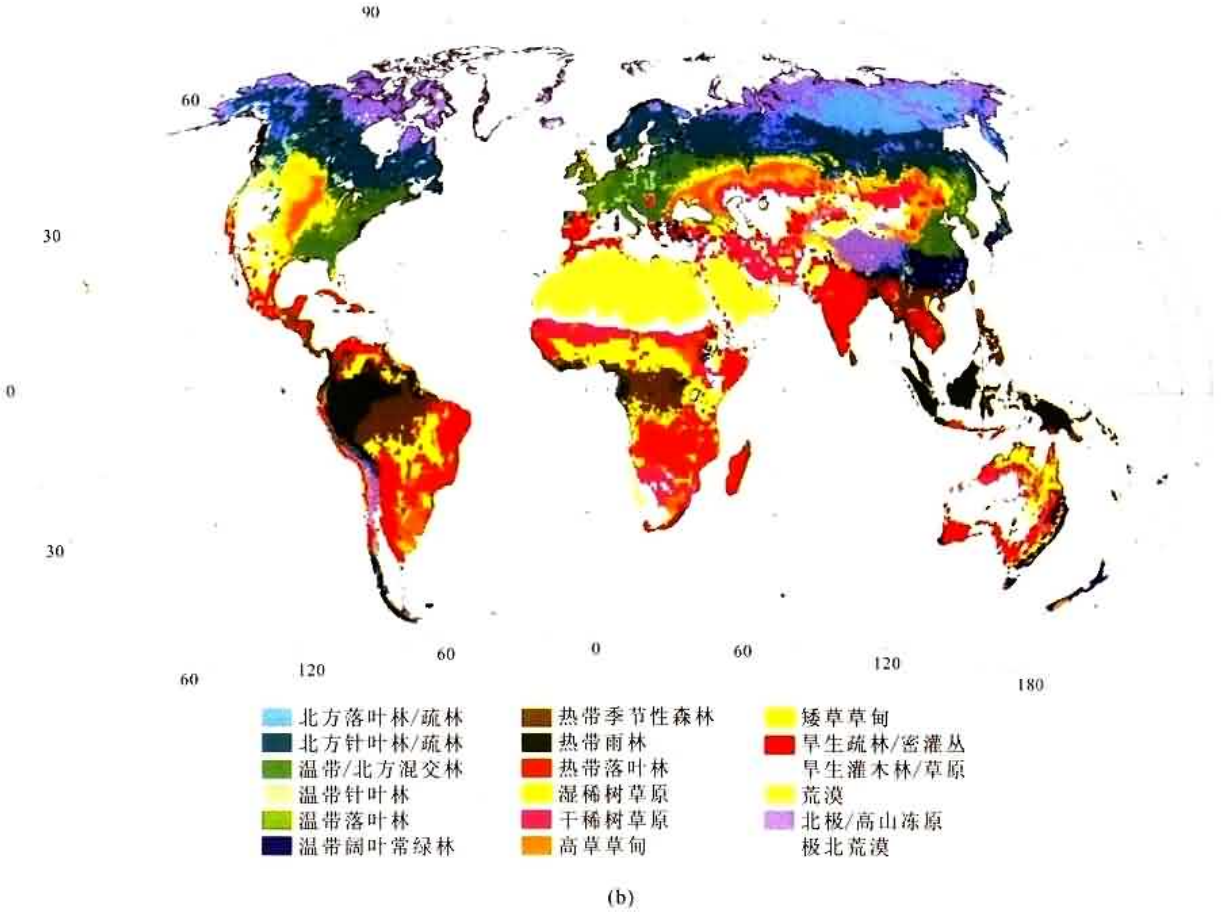
(b)

图版 5.1 (a) 伊朗东部的荒漠灌丛植被。最显著的特征是落叶灌木宽翅霸王（*Zygophyllum eurypterum*），与植株比较小的白草蒿（*Artemisia herba-alba*）一起。这种植被在比较干旱的冲积扇地区是典型的。(b) 伊朗东部的荒漠灌丛植被，其主要灌木是波斯琐琐（*Haloxylon persicum*）。这种植被占据了冲积扇的比较潮湿和多盐份的地区。

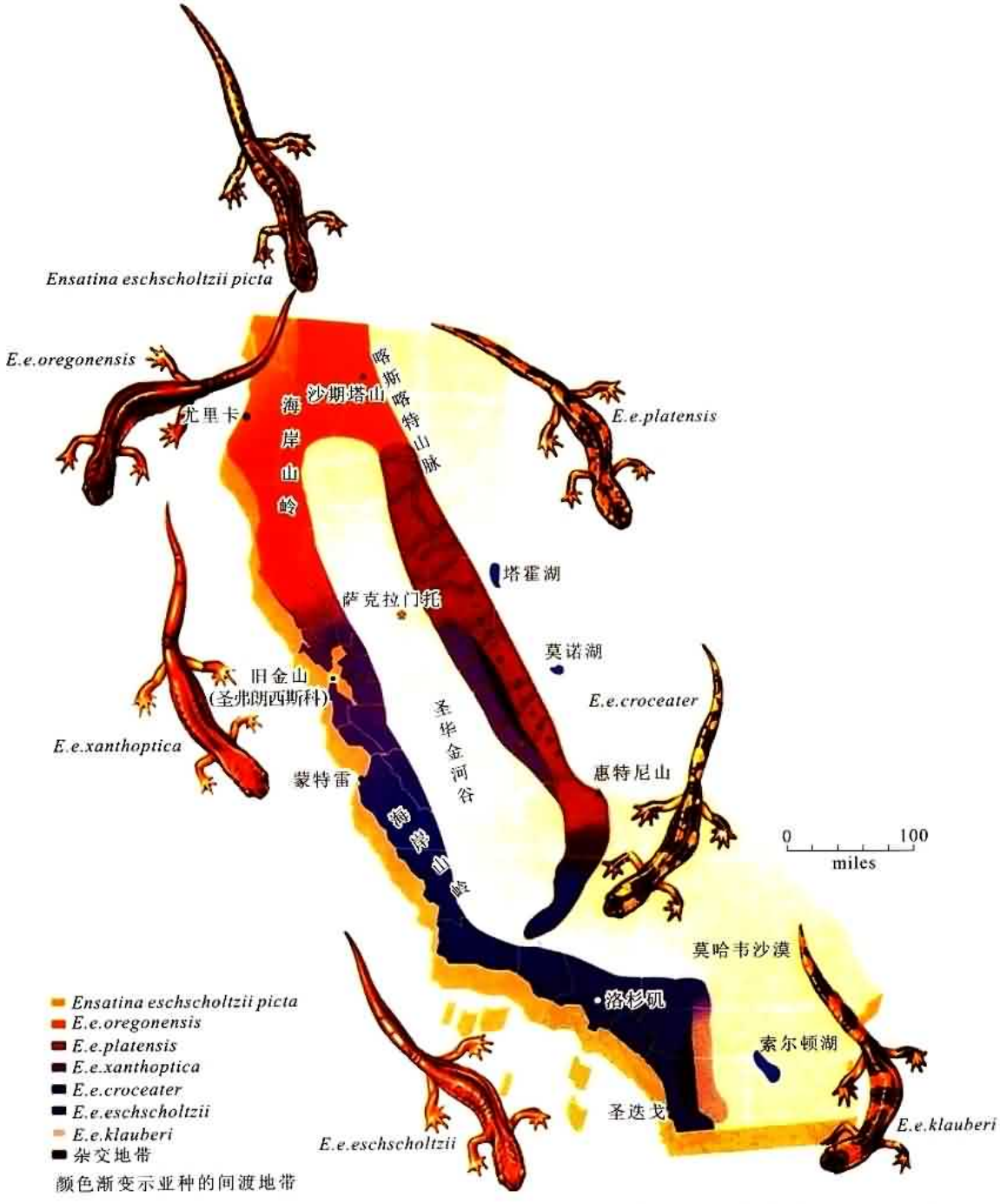


(a)

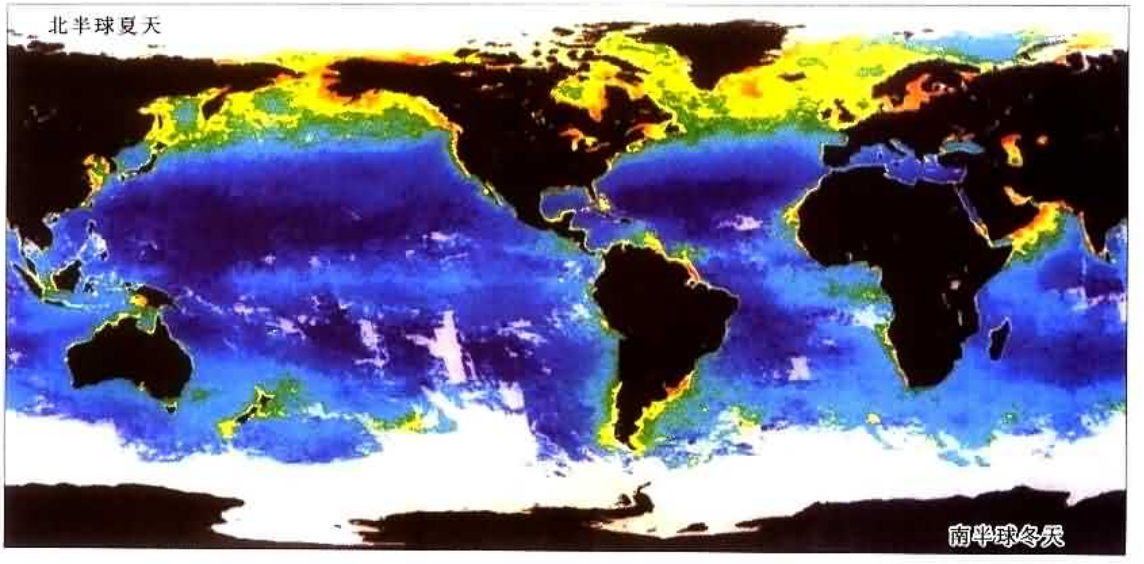
图版 5.2 (a)地球上植被现今分布的世界地图。这是有些理想化的,因为它忽略了人类的影响。它可以视为如果气候是运作的惟一决定因子时的可能植被。



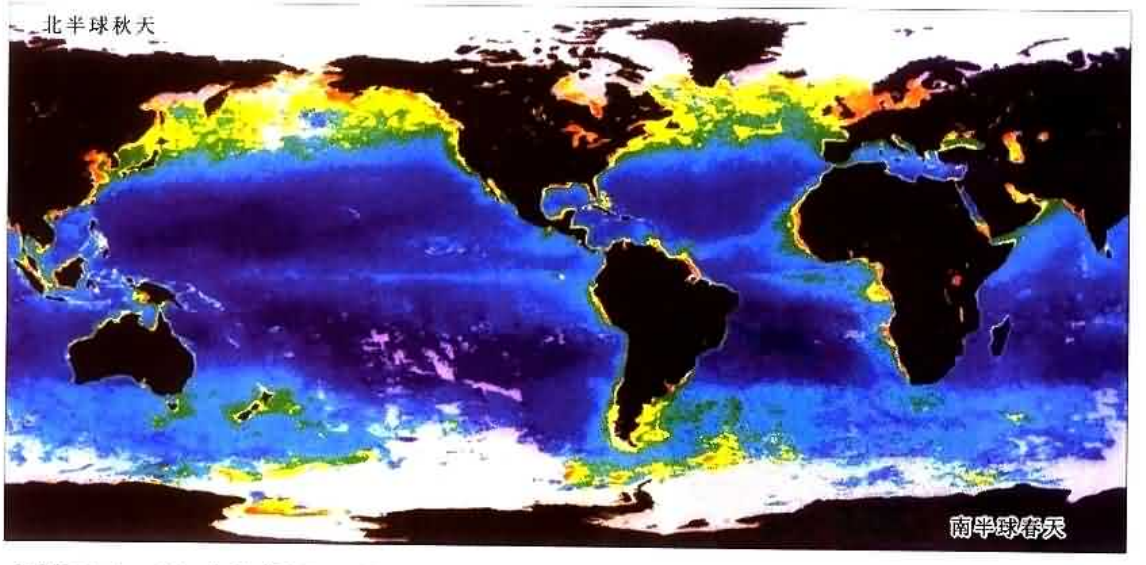
图版 5.2 (b)由计算机模型 BIOME3 的预测推演出的世界植被图。如同(a)的情况,这是一幅可能植被图,它也根据气候为惟一条件。可以看到两幅地图十分相似,这意味着这个模型是在已知气候条件下的一种可靠的植被预测。这种密切对应提示该模型可以用于可靠地预报未来气候变化对植被分布格局的后果。(复制自 Haxeltine & Prentice[24],经许可)



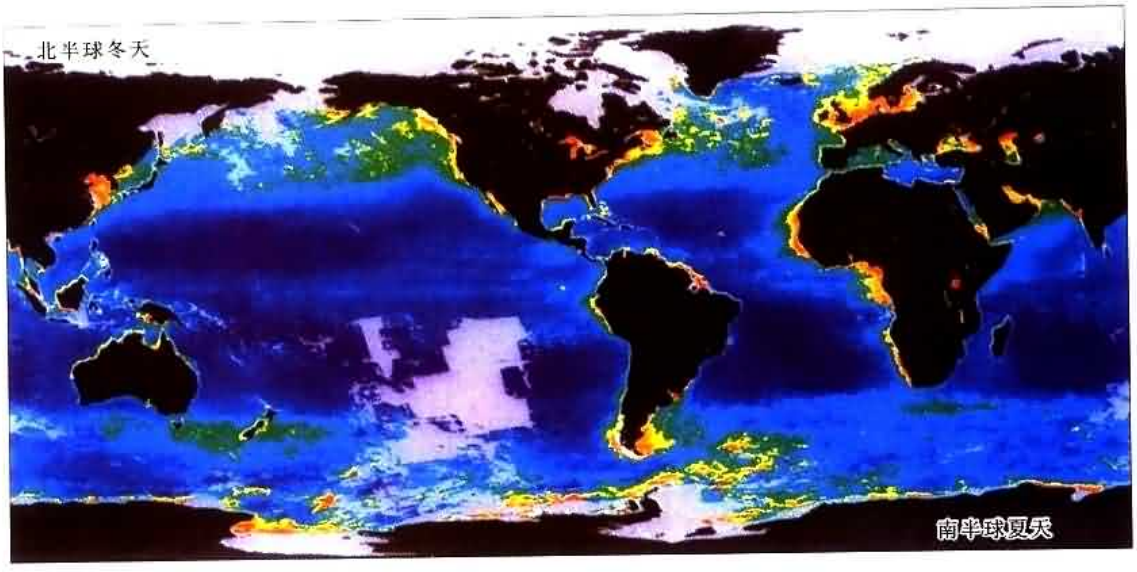
图版 6.1　在美国西部蝾螈属（*Ensatina*）的环种。一个种 *E. oregonenis* 见于北部，并进入俄勒冈州和华盛顿州。它然后在加利福尼亚北部分裂成一个或多或少连续的环，围绕圣华金河谷。各处的蝾螈形状不同，因而它们已被给予许多分类学名称。在南加利福尼亚环的海岸一侧和内陆一侧的相遇之处，蝾螈在有些生境（地图上的黑色地带）表现为佳种。（经加利福尼亚 Ten Speed Press 许可，复制自Thelander[19]）



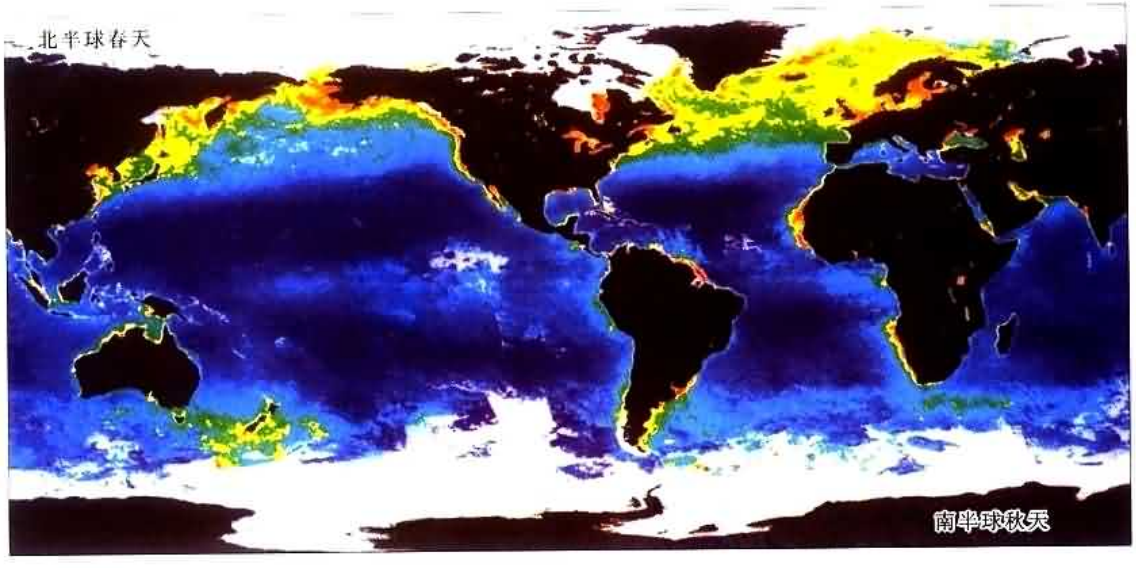
图版 12.1　1978—1986 年的平均浮游生物的密度，测量自海面至 25 m 深的叶绿素浓度。颜色表示在对数尺度上的叶绿素浓度：极值是紫色（$<0.06\ mg \cdot m^{-3}$），经深蓝、淡蓝和绿最后至橙红（$1 \sim 10\ mg \cdot m^{-3}$）。（复制自Longhurst[8]，经 NASA/Goddard Space Flight Center 许可）
(a) 北半球夏天，6 月—8 月。



图版 12.1　(b) 北半球秋天，9 月—11 月。



图版 12.1　(c) 北半球冬天，12 月—2 月。



图版 12.1　(d) 北半球春天，3 月—5 月。

已审阅
子居 11-02-25，17:24

本书特色

原著是享誉国际的教科书，伴随生物地理学的学科发展进行了多次修订和更新。本书反映了地球上现今生物格局的进化历史和机制，对生物地理学的交叉学科性质展现出极好的洞察力，为读者提供了该学科坚实的历史基础和最新的研究进展。

- 生物地理学的历史和生物地理格局的分子机制首次作为独立章节加以阐释
- 均衡地阐述陆地、岛屿和海洋生物地理学
- 概念专栏和方法论专栏涵盖了生物地理学的重要论题和研究方法
- 每章的摘要和扩充读物便于读者进一步学习

ISBN 978-7-04-020432-2
9 787040 204322 >
学科类别：地理学
定价 48.00 元